Zur taxonomischen Gliederung, Verbreitung und Genetik der Pulsatilla Halleri (All.) Willd.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
KARIN KRAUSE
aus Bad Salzbrunn
1959

6208

Tag der mündlichen Prüfung: 8. Mai 1959

Dekan: Prof. Dr. Hubert Krüger

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Walter Zimmermann

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Erwin Bünning

Bot. Jb.	78	1	1—68	Stuttgart, 20. September 1958

Zur taxonomischen Gliederung, Verbreitung und Genetik der Pulsatilla Halleri (All.) Willd.

Von

Karin Krause, Tübingen

Mit Tafel 1—3, 67 Abbildungen sowie 2 Tabellen im Text und auf 8 Beilagen

Inhalt

Seite

I. Einleitung 1
II. Chorologie und Soziologie (mit Hinweisen auf untersuchte Formen) . 6
III. Methode der Sippencharakterisierung 14
IV. Merkmale der *Pulsatilla Halleri*-Taxa 17
V. Taxonomie von *Pulsatilla Halleri* 36
VI. Taxa excludenda 47
VII. Zusammenhänge der *P. Halleri*-Sippen 49
VIII. Herkunft 52
IX. Zur Genetik der *P. Halleri*-Merkmale 54
a) Korrelationen zwischen Merkmalen der Taxa 54
b) Individuelle Korrelationen 55
c) Ontogenetische Entwicklung einiger Korrelationen 56
d) Vererbungsversuche 57
X. Zusammenfassung 63
XI. Literaturverzeichnis 64

I. Einleitung

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Zimmermann, danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die ihr ständig zugewandte Förderung. Zusammen mit der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglichte er mehrere Exkursionen: 1956 konnten die Steiermark, die Schweiz und die französisch-italienischen Westalpen bereist werden, 1957 die Tschechoslowakei sowie Kroatien, Bosnien und die Herzegowina.

Gleichfalls danke ich der Slowakischen Akademie der Wissenschaften, insbesondere Herrn Doz. Dr. J. Futák, Bratislava, für die freundliche Unterstützung der Karpaten-Exkursion.

Reichhaltiges Material für die statistischen Reihenmessungen verdanke ich den Damen und Herren Dr. B. Binel (Villeneuve/Aosta), Dr. Buschmann (Graz), Dr. Zw. Chinkowa (Sofia), Prof. Dr. Em (Skopje), Dr. J. de l'Harpe (Zermatt), Dr. A. Hlavacek (Bratislava), Dir. Dr. Koverga (Yalta/Krim), L. Odlozilikova (Poprad), Prof. Dr. Øzenda (Grenoble), Doz. Dr. Rössler (Graz), Prof. Dr. N. I. Rubzow (Nikita/Krim), Dr. R. Ruffier-Lanche (Grenoble), Prof. Dr. F. Widder

(Graz) sowie den Direktoren und Custoden folgender Sammlungen: Berlin-Dahlem (Bot. Garten u. Mus.), Bratislava (Slov. Acad. Vied. Biol. Ust.), Genève (Conserv. et Jard. Bot.), Graz (Inst. f. Syst. Bot.), Grenoble (Inst. Bot. de la Fac. des Sciences), Jena (Inst. f. Spez. Bot. d. Univ.), Lausanne (Conserv. et Jard. Bot.), Leningrad (Bot. Inst. d. Univers.), München (Bot. Staatssammlung), Paris (Mus. Nat. d'Hist. Natur.), Prag (Bot. Inst. d. Karls-Univ.), Sarajewo (Herb. du Mus. Nat.), Stockholm (Naturhist. Riksmus. Bot. Ard.), Toulouse (Labor. de Bot.), Turin (Istit. ed Orto Bot.), Wien (Bot. Inst. d. Univ.), Zagreb (Inst. Bot. Univ.), Zürich (Bot. Mus. d. Univ.).

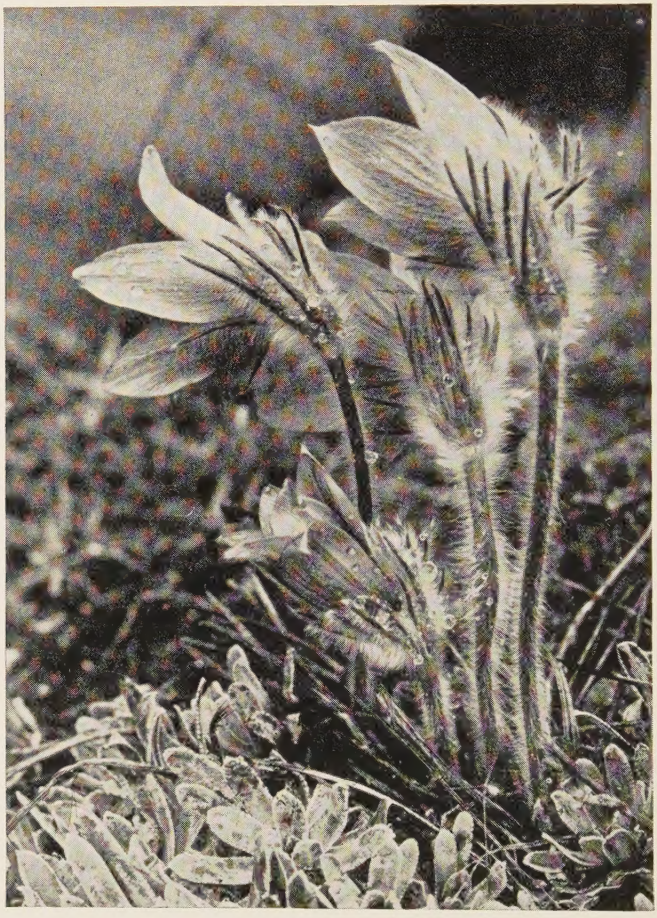

Abb. 1. *Pulsatilla Halleri* subsp. *slavica* (Reuss) Zāmels (vom Museum Poprad/ČSR frdl. überlassen).

Die taxonomische Gliederung des Formenkreises *Pulsatilla Halleri* s. l. hat seit jeher große Schwierigkeiten bereitet. Eng verknüpft mit dieser Gruppierungsfrage sind die Probleme der Herkunft und des genetischen Zusammenhanges. Die zu *Pulsatilla Halleri* s. l. gerechneten Taxa, nämlich subsp. bzw.

var. *gapensis, segusiana, cognensis, Halleri* s. str., *styriaca, slavica, Wahlenbergii, macedonica, rhodopaea* und *taurica,* besiedeln — in geographisch größtenteils strenger Isolation — die West- und Ostalpen, Karpaten, mehrere Gebirgszüge der Balkanhalbinsel und der Krim (Abb. 2). Die ihnen nahestehende *Pulsatilla grandis* WEND. ist zwar tetraploid wie *P. Halleri**), lebt aber vorwiegend im Tiefland innerhalb eines ziemlich geschlossenen Areals; dagegen ist *P. Halleri* eine mäßig xerophile Gebirgspflanze, die im Wallis bis über 2500 m hinaufreicht und nur vereinzelt, z. B. bei Susa, Leoben und Kosiče, sich noch unterhalb 500 m vorfindet (Abb. 5).

Abb. 2. Verbreitung von *P. Halleri* s. l.
1 = var. *gapensis, segusiana* und *cognensis,* 2 = var. *Halleri,* 3 = subsp. *styriaca,* 4 = var. *slavica* und *Wahlenbergii,* 5 = subsp. *macedonica,* 6 = subsp. *rhodopaea,* 7 = *taurica,* 8 = fraglicher *Halleri*-Fundort (nach frdl. Auskunft von Frau Prof. Dr. HEILBRONN/Istambul nicht auffindbar).

Experimentell sind die einzelnen Formen gut miteinander kreuzbar; natürlicherweise verhindert aber die räumliche Isolation jeglichen Gen-Austausch (abgesehen vom Transitus *slavica — Wahlenbergii*).

Jedes dieser Taxa hat charakteristische Eigentümlichkeiten; das weist auf eine selbständige Geschichte hin. Da alle Taxa relativ kleine Areale besiedeln, kann der zufällige Allelverlust, die sog. „genetic drift", besonders leicht eintreten; auch Mutationen haben Sippendifferenzierungen begünstigt. Die Rassen sind jedoch so polymorph, daß die Endglieder der Reihen weitgehend identisch sein können, die Übergänge also gleitend sind.

---

*) Die Chromosomenzahlen von subsp. *macedonica* und *rhodopaea* wurden noch nicht sicher ermittelt; nach Stichproben ist *rhodopaea* tetraploid.

So tauchen in der Literatur immer wieder Bedenken auf, ob diese Taxa mit erblichen Eigentümlichkeiten ausgestattet sind. Denn inexakte Diagnosen einerseits, die unten ausführlicher behandelte transgressive Variabilität und die kontinuierliche Kette von Übergängen der einzelnen Taxa ineinander andererseits haben Anlaß gegeben zu den mannigfachsten systematischen Gliederungen der *P. Halleri* s. l. Insbesondere mühten sich um diese Frage G. A. Pritzel. A. v. Hayek, G. Beauverd, A. Zämels, F. Widder, J. Wagner, S. Juzepczuk, P. Jakucs, W. Zimmermann und D. Aichele.

Eine weitere Ursache für die verschiedene Einstufung der Taxa ist der Umstand, daß nicht nur die einzelnen Pflanzen innerhalb einer Population verschieden sein können, sondern daß sich die Heterogenität auch bei der ontogenetischen Blattfolge bemerkbar macht. So erhöht sich beispielsweise die Zipfelzahl der in Abb. 3 dargestellten subsp. *styriaca*-Blätter bei jedem nachfolgenden Blatt etwa auf das Doppelte.

Abb. 3. Heterophyllie junger *P. Halleri* subsp. *styriaca*-Blätter.

Ihre typische Ausprägung erreichen die Pflanzen erst im erwachsenen Zustand, den Abb. 4 b zeigt. Abb. 4 a macht dagegen die größere Übereinstimmung der Jugendstadien deutlich. Die Zugehörigkeit von Einzelpflanzen oder -blättern wird man also selten sicher entscheiden können; liegt jedoch eine größere Pflanzenanzahl vor, so sind Zweifel ausgeschlossen.

Kleinere, innerhalb der Variationsgrenzen der Sippen liegende Schwankungen sind häufig. Jedoch konnte die Stabilität der phänischen Differenzen in vieljährigen Versuchsfeldstudien W. Zimmermanns und seiner Mitarbeiter erwiesen werden.

Dagegen hat z. B. P. Jakucs (1953) die Auffassung vertreten, die subsp. *slavica* lasse sich durch Veränderung der klimatischen und edaphischen Verhältnisse inner-

halb einer Vegetationsperiode in *P. grandis* umwandeln[1]). Er begründet diese Ansicht mit Beobachtungen aus dem Tornaer Karst, der eine innige Berührungszone zwischen der subsp. *slavica* und *P. grandis* bildet und zahlreiche Übergangsformen aufweist. Diese Pflanzen entwickelten nach seiner Schilderung schon nach einem Jahr der Kultivierung in Budapest, also in einem *grandis*-günstigen Klima, nur noch *grandis*-Blätter. Offensichtlich hatte er aber von vornherein *grandis*-Pflanzen in Budapest kultiviert. Das wurde ihm nur deshalb nicht deutlich, weil er die Tornaer Pflanze wegen ihrer breitzipfeligen Frühsommerblätter als subsp. *slavica* ansprach[2]).

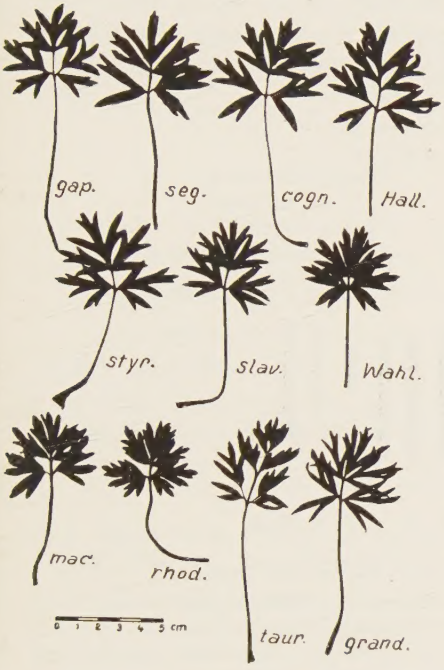

Abb. 4 a. Jugendliche Blätter von *P. Halleri* und *grandis*.

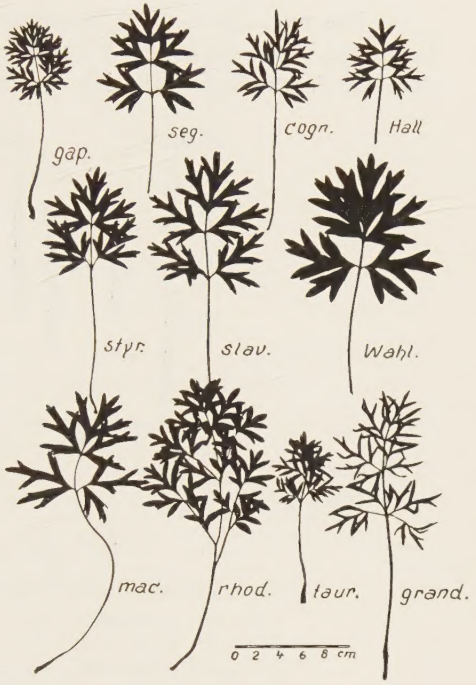

Abb. 4 b. Ausgewachsene Blätter von *P. Halleri* und *grandis*.

Solche früh erscheinenden Blätter können — dem „Biogenetischen Grundgesetz" entsprechend — noch bei weitläufigen Verwandten übereinstimmen. Denn bei allen Pulsatillen weisen die Primärblätter und bisweilen auch die Jugendblätter weitgehende Identität auf (siehe Abb. 4 a).

Es kommt also darauf an, nur ontogenetisch entsprechendes Material zu vergleichen. Außerdem erfordert die Charakterisierung der Formen wegen der starken Variabilität ein sehr umfangreiches, am Standort und auch experi-

---

[1]) Im gleichen Aufsatz verficht Jakucs die bekannten Theorien Lyssenkos zur Artumwandlung.

[2]) Aus seiner sehr klaren Fig. 2 und dem Text geht hervor, daß er die jüngeren Blätter mit den älteren verwechselt hat.

mentell geprüftes Material. Es wurde darum versucht, durch statistische Reihenmessungen den Grad der abgestuften Verwandtschaft aller Taxa untereinander zu klären.

II. Chorologie und Soziologie

(unter Hinweis auf untersuchte Formen)

Die westalpinen Taxa besiedeln die montane bis alpine Stufe; eine Ausnahme bildet die kolline Varietät *segusiana*, die die gleiche Vegetationsstufe wie *P. grandis* innehat. Alle übrigen Sippen sind kollin-montan (Abb. 5).

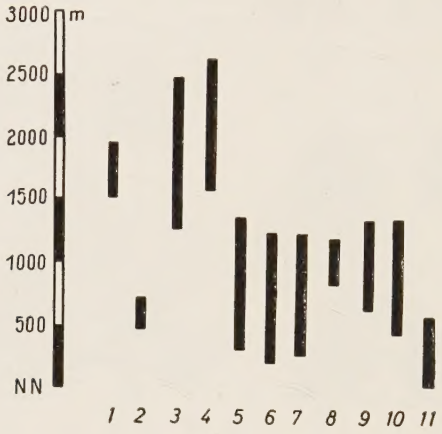

Abb. 5. Vertikale Verbreitung von *P. Halleri* und *grandis*.
1 = var. *gapensis*
2 = var. *segusiana*
3 = var. *cognensis*
4 = var. *Halleri*
5 = subsp. *styriaca*
6 = var. *slavica*
7 = var. *Wahlenbergii*
8 = subsp. *macedonica*
9 = subsp. *rhodopaea*
10 = subsp. *taurica*
11 = *Puls. grandis*

Die einzelnen Taxa besiedeln verschiedene Substrate; sie ersetzen sich gegenseitig über Kalk und Silikatgestein. Im Westen wachsen sie auf Phyllitschiefern, in der Steiermark auf devonischen Kalken des Grazer Paläozoikums und der Eisenerzer Serie (auf Kalkschiefern und dolomitischen Kalken) bzw. auf marmorisierten Kalken, von denen nur das präkarbonische Alter sicher ist (K. Metz briefl.). In den Karpaten sind sie auf triassischen Kalken anzutreffen, während in den Gebirgszügen der Balkanhalbinsel wieder paläozoische Schichten, z. T. mit Kalkeinlagerungen, überwiegen. Auf der Krim findet man *P. Halleri* auf dichtem Kalkgestein des Oberen Jura.

P. grandis Wend. wächst in der Slowakei auf Kalk, Dolomit und Andesit.

Meist gedeiht *P. Halleri* auf steilen, trockenen Fels- und Geröllhängen in flachgründigen Böden mit humoser Auflage. Die bevorzugten Expositionen sind Südwesten, Süden und Südosten. Einige an *Pulsatilla*-Lokalitäten in 10 cm Bodentiefe vorgenommene pH-Messungen erbrachten folgende Ergebnisse:

Westalpen:	Col de Glaize bei Gap	6,4
	oberhalb Pila, Cogne-Tal	7,1
Ostalpen:	Drachenhöhle/Mixnitz	6,8
	Frohnleiten	6,9
	Einöd	6,9
	Pfaffenkogel	7,0
	bei Mautern	7,0
	Thörl	7,3
	Hochleitnerhof	7,3
	Peggauer Wand	7,5
Karpatenstandorte:		7,1—7,5
Mazedonien:		7,3
Rhodope-Gebirge:		7,2

(Die letzten beiden Angaben verdanke ich W. Zimmermann.)

Der Schwerpunkt liegt also im basischen Bereich.

Anschließend sind alle bekannten *P. Halleri* s. l. - Fundorte aufgezählt unter Hinweis des für diese Arbeit verwendeten Materials.

1. *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *gapensis* (abgekürzt: „*gap.*")
Lebende Pflanzen: Col de Glaize bei Gap (1700 m)
Herbarmaterial: Le Devez près Gap[3]) (1600—1900 m): Pa, T[4])
Col de Glaize près Gap (1700 m): Gf, Gn, J, Ls, Pa, Pg, Sj, T, Zü

2. *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *segusiana* (abg. „*seg.*")
Lebende Pflanzen: Fort Brunetta bei Susa (500 m)

3. *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *cognensis* (abg. „*cogn.*")
Lebende Pflanzen: Pila bei Aosta (2000 m)
Herbarmaterial: Chavanis, vallee de Cogne (2200 m): Gf, Ls, M
Vallee de Cogne (2000—2600 m): Gf, M, Zü
Col de Louson (Cogne) (2500 m): Ls
Val Savaranche au Col Louzon (2200 m): Ls

4. *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *Halleri* (abg. „*Hall.*")
Lebende Pflanzen: Zermatt/Wallis (2200 m)
Herbarmaterial: Mons Fluen in Vallee St. Nicolai: Gf, J, Ls, Lg, M
Zermatt (1600—2400 m): Gf, Gn, J, Ls, Lg, M, Sj, W
Zermatt, vor dem Gorner Gletscher (2000 m): J
Herbriggen sur Zermatt: Ls
Stellisee/Zermatt: Ls
Findelen sur Zermatt (2000—2650 m): B, Gf, J, Ls, Lg, Pg, T

---

[3]) Es ist die Orthographie der Herbaretiketten wiedergegeben.

[4]) Abk.: B = Berlin, Gf = Genf, Gz = Graz, Gn = Grenoble, J = Jena, Ls = Lausanne, Lg = Leningrad, M = München, Pa = Paris, Pg = Prag, Sj = Sarajewo, St = Stockholm, T = Toulouse, W = Wien, Zg = Zagreb, Zü = Zürich.

Riffelalp (= Ryfel) bei Zermatt (2200 m): B, Gf, J, Ls, M, Sj, T, W
Findelen, sur Latsee: Gf
Vers Grunsee, Findelen: Gf
Unter-Rothorn bei Findelen: Gf
Heubalm/Wallis: Ls
Monte Rosa/Wallis: J
Taeschalpe/Wallis (2200 m): B, Ls, Lg

5. *P. Halleri* s. l. Montagne de Prorel près Briancon: B
Isere: Le Platary, au-dessus de Clelles (1600 m): B, T
Le Colombier près St. Michel en Beaumont (Isere): Gn, Lg, T
Grosjou, Piemont (2000 m): J
Valon du Chatelet (Barcelonette): Zü
Mont Cheiron (1300 m): Gf, Zü
Mont Viso: Gf, Gn, Pa
Mont Cenis, aux Margéries: Gf, Ls, Lg, P, T
Albergia (Fenestrelle): Gf
Basses Alpes: la Clapière près Larche: Gf, Gn, Pa, W
Alpes Marit.: Entraunes au Col de trente Gouches: J, Ls, M
Alpes Marit.: Bec d'Albourni près Valdieri (1900 m): Ls
Alpes Marit.: Pas del Cautone près Rouscia (1850 m): Ls
Alpes Marit.: Vallee de Roaschia (Entraque) (1950 m): Ls
Östlich Evolène oberhalb Forcla im Val d'Hérens südl. Sion (ca. 2400 m): Mitt. Min.-Rat Dr. E. Beisel (von W. Zimmermann nicht bestätigt).

L. Jean (1947) und Rouy-Foucaud (1893) geben ferner an: L'Echalp, Mont Aiguille, Vallon du Chatelet près Serennes, Le Valgaudemar, Abries, Vallouise, Col de Malrif, Col Agnel, Chamoux, Gresse, Valjouffrey, Col d'Larc, Lus-la-Croix-Haute, Charance, Col Bayard, Le Lauzanier, Mont de la Brette.

6. *P. Halleri* subsp. *styriaca* (abg. „*styr.*")
Lebende Pflanzen: Pfaffenkogel südl. Kl.-Stübing/Murtal (450 m)
Peggauer Wand bei Peggau/Mur (600 m)
Gschwendtberg bei Frohnleiten/Mur (900 m)
Südl. der Drachenhöhle am Rötelstein bei Mixnitz (1000 m)
Felsen beim Bahnhof Thörl (800 m)
Berg nördl. Einöd bei Kapfenberg (720 m)
Oberhalb Hochleitnerhof zw. Kammern und Mautern (800 m?)
Gfäller Wand bei Mautern (1400 m)
Herbarmaterial: Peggau (400—550 m): B, Gf, J, Ls, Lg, M, Pa, Pg, St, T, W, Zü
Stübing (400 m): B, Gf, J, Ls, Lg, M, Pa, W
Pfaffenkogel bei Stübing (450 m): Zü
Feistritz/Mur (550 m): Lg
Rothwand/Aflenz (1000 m): Lg
Winterberg bei Leoben: W
Annaberg bei Leoben: Zü
Bruck/Mur: Zü
Mitterberg bei St. Peter-Freyenstein (650 m): W

Ferner gibt Widder (1934) u. a. an: Eisenerzer Alpen: in der Nähe der Ruinen Ehrenfels und Kammerstein bei Kammern; Felsen des Gößeck oberhalb Kammern; im Kaisertal am Fuße des Reiting; Cetische Alpen: Abhänge des Kulm gegen St. Peter-Freyenstein; bei St. Peter-Freyenstein bis auf die Friesingwand (1060 m); Gmeingrube, Gspitzte Wand, Oberer und Unterer Tollinggraben; Mitterberg im Oberen Tollinggraben bei St. Peter-Freyenstein; um Leoben; Annabergl bei

Leoben (660—700 m); Häuselberg bei Leoben (720 m); Schillerfelsen am Südhang des Gagenberges gegenüber der Station Hinterberg; felsige Abhänge des Punktes 977 gegen die Straße nördlich des Ankogels zwischen Leoben und St. Michael; Gipfelfelsen des Sonnberges (929 m) und umliegende Felshänge und Waldblößen; Rettenwand im Floningzug; Westhänge des Kögelschlagkogels nördlich von Kapfenberg; Kalkfelsen in der Nähe der Badelwand; auf den Altenburger Felsen im Hofamt bei Übelbach; um Guggenbach bei Übelbach; Klausenwand nördlich Deutsch-Feistritz; Gamskogel; Südosthang des Gsollerberges bei Gratwein; Westhang des Koinberges bei Friesach; westl. Kalkwände unter dem Eggenfelder Steinbruch; Eggenberg zwischen Gratkorn und Wörth.

Die von Simonkai (1906) nach Schloss. u. Vukot. zitierte Angabe, subsp. *styriaca* wachse auf dem Berge Ivanšćica (Kroatien-Slavonien), beruht auf einer Verwechslung mit *P. patens*.

7. *P. Halleri* subsp. *slavica* var. *slavica* (abg. „*slav.*")

Lebende Pflanzen: Manin-Schlucht i. Váh-(Waag-)Tal (350 m)
Hügel b. Súľov i. Váh-(Waag-)Tal (400 m)
Felsen b. Horný Jelenec südl. d. Šturec-Passes nördl. Banská Bystrica (Neusohl) (580 m)
Felsen bei der Station Lubietová (450 m)
Felsen b. Veľká Lodina i. Hornád-Tal nordwestl. Kosice (300 m)
Felsen zwischen Obyšovce und Trebejov nördl. Kosice (300 m)
Nördl. Kosice unt. d. Berg Hradová unweit d. Straße (230 m)
Felsen zwischen Trebejov und Malá Vieska nördl. Kosice (300 m)
Kamenná-Baba-Schlucht b. Lipovce westl. Prešov, am Osthang des Branisko-Gebirges (550 m)
Berg Drevenik b. Spišské Vlachy (Wallendorf/Zips) (580 m)
Tal b. Hrabušice i. Richtg. Ztratená, Slovenský ray (Slowak. Paradies) (685 m)
Muráň-Plateau (Muranske pohovie) (900 m)
Bei Ztratená i. Slov. ray (Slowak. Paradies) (800 m)
Vernár-Tal i. Slov. ray (Slowak. Paradies) (750 m)
Felsen b. Kráľova Lehota i. Váh-(Waag-)Tal, östl. v. Liptovský Mikulás (Liptauer Nikolaus) (800 m)
Kvačany-Schlucht i. d. Choč-Gruppe nordöstlich Ružomberok (Rosenberg) (675 m)
Felsen nördl. Horný-Podšturec südl. des Šturec-Passes nördl. Banská Bystrica (Neusohl) (680 m)

Herbarmaterial: Prope Trenc. Teplice: B, Pg
Maninschlucht: B, Gf, Gz, J, M, W
Drevenick bei Kirchdrauf/Zips: B, Gz, Pg
Bei Leutschau (Levoca): B, J, M, Pg
Dobsinain valle Ztratená: Pg
Tisovec: Pg
Ružomberok (500 m): Pg
Matejkovon (Biele Karpaty): Pg
Visuové: Pg
Brestova b. Zuberec: Pg
Mons Folkmar: Pg
Sokol (1200 m): Pg
Drienok (Velká Fatra, 900 m): Pg
Sulov ad Žilina (600—800 m): Pg, W
Spisský Hrad (600 m): Pg
Ruzin ad Gelnika: Pg

Tematin (600 m): Pg
Smerekovica (Nizke Tatry, 1100 m): Pg
Žilina (400—600 m): Gf, Ls, Lg, M, Pg, St, W
Kirchdrauf/Zips: Gf, Lg, M, Pa
Liptau: Pa
Murán-Plateau: Gf, M, St

8. *P. Halleri* subsp. *slavica* var. *Wahlenbergii* (abg. „*Wahl.*")
Lebende Pflanzen: Felsen b. Horný Jelenec südl. des Šturec-Passes nördl. Banská Bystrica (580 m)
Felsen b. Veľká Lodina i. Hornád-Tal, nordwestl. Košice (300 m)
Felsen zw. Obyšovce u. Trebejov nördl. Košice (300 m)
Felsen zw. Trebejov u. Malá Vieska nördl. Košice (300 m)
Kamenná-Baba-Schlucht b. Lipovce westl. Prešov, am Osthang d. Branisko-Geb. (550 m)
Berg Drevenick b. Spišské Vlachy (Wallendorf/Zips) (580 m)
Berg Baba b. Lučviná b. Poprad/Zips (780 m)
Tal b. Hrabušice i. Richtg. Ztratená, Slov. ray (Slowak. Paradies) (685 m)
Bei Ztratená i. Slovenský ray (Slowak. Paradies) (800 m)
Vernár-Tal i. Slovenský ray (Slowak. Paradies) (750 m)
Felsen b. Kráľova Lehota i. Váh-Tal, östl. Lipt. Mikul. (800 m)
Kračany-Schlucht i. d. Choč-Gruppe, nordöstlich Ružomberok (675 m)
Felsen nördl. Horný-Podšturec südl. des Šturec-Passes nördl. Banská Bystrica (680 m)
Herbarmaterial: Mons Baba b. Lucsivnam (800—980 m): B, Ls, J, Lg, M, Pg, St, W, Zü
Wallendorf/Zips: Gf, J, Ls
Poludnica (Nizke Tatry) (900 m): Pg
Sielnica (Nizke Tatry) (700—800 m): Pg
Mons Kurtova b. Margecany: Pg
Sokol (1200 m): Pg
Brestova b. Osobiton (1100 m): Pg
Mons Rudnik in montes Branisko (800 m): Pg
Blahická dolina ad Turcansky Sv. Martin: Pg
M. Humeniec b. Velká Lodina (350 m): Pg
Mons Choč (700—800 m): Pg
Demenova Höhle: J

9. *P. Halleri* subsp. *macedonica* (abg. „*mac.*")
Lebende Pflanzen: Treska-Tal südl. Skopje (ca. 1000 m)
Höhenzug zw. Grunista u. Polcista südöstl. Prilep (ca. 1000 m)
Kula i. jugosl. Mazedonien

10. *P. Halleri* subsp. *rhodopaea* (abg. „*rhod.*")
Lebende Pflanzen: Südlich Plovdiv, 4 km westlich des Klosters Bačkowo/Rhodop. (1000—1400 m)
Mitt. Stojanoff-Stefanoff:
Jugovo/Zentralrhodopen
Ali Botusch/Rhodopen (gehört möglicherweise in die Verwandtschaft von *P. veležensis* Beck)

Schließlich liegen im Pariser und Grazer Herbarium noch Pflanzen der Balkanhalbinsel, etikettiert als „*Anemone Halleri* All. März. Gebirgspflanze. Auf den Ber-

gen Visosnizza und Beljak im Distrikt Spalato. Legit Fr. Petter." Uns gelang es leider nicht, *Pulsatilla* auf dem Berg Visosnizza zu finden, so daß auf eine Kennzeichnung der Pflanze verzichtet werden muß.

11. *P. Halleri* subsp. *taurica* (abg. „*taur.*")
Lebende Pflanzen: Jalta/Krim (1000—1400 m)
Herbarmaterial: Sympheropol, in coll. prope Neusatz: G, J, Lg, M, Pg, W
Nikita: Zü
Jalta: Lg
Jaila: Lg
Literatur (Juzepczuk 1950):

Merdwen; Simeis b. Jaila; Berg Wedenekyr b. Jaila; Bedenekyr; Kakoz-Jaila-Jalta, Südhang d. Ay-Petri bei Jaila; Jalta supra mons Pendikül ad viam Bakthsi-sarajensem; Fußweg v. Schtangejew; Kiefernwald b. Utschan-su; Kreuzfelsen b. Utschan; Jausljar; Stawri-kaja hinter Jausljar; Kiefernwald b. Fußweg nach Usenbaschsk; Berge Salamljar; Berghang über dem Dorf Nikita; Allija Sarym über Nikita (1050—1300 m); Roter Stein bei Nikitskaja Jaila; Gipfel von Tschutschel; Südosthang l. c.; Schwarzer Berg; Staatl. Forst; Gipfel Demerdschi auf Felsen; bei Petrowsk; bei Tschumekarka; bei Jagmurtscha; bei Sabla; Berg Agarmysch bei Starowo Krima; Golij Agarmysch; Berg Kutschuk-Karadag (nordwestl. Gebirgszweig d. Swataja Gora); bei Koktebelja; Hänge des Kara-tau und Tai-Koba; über dem Dorf Kuru-Usen.

12. *P. grandis* Wend. (abg. „*grand.*")
Zu Messungen verwendete lebende Pflanzen:
Felsen oberhalb Hrusov im Juhoslovensky Kras (Tornaer Karst) 500 m
Hügel Nagy Váraf unweit Zádiel im Juhoslovensky Kras (Tornaer Karst) 260 m
Zádiel-Plateau im Juhoslovensky Kras (Tornaer Karst) 600 m
Andesitfelsen bei Kapusany bei Presov (Preschau) 450 m
Berg Zobor bei Nitra (Neutra) 350 m
Felsen bei Sv. Benadik (Hlg. Benedikt) im Gran-Tal.

13. *P. Halleri* s. l. ?

In Kleinasien (Bithynischer Olymp = Ulu Dagh) soll eine *P. vulgaris* wachsen, die in den *Halleri*-Formenkreis hineingehören könnte. Diese Angabe konnte jedoch bisher nicht bestätigt werden.

Die soziologischen Aufnahmen zeigen, daß *P. Halleri* s. l. vorwiegend Trockenrasengesellschaften und lichte Föhrenwälder besiedelt:

1. Col de Glaize bei Gap (Dauphiné)

Magerwiesen, 15° Ost, Veget.-Bedeckung 100 %, 1750 m; Aufnahmefläche 25 qm.

Pulsatilla Halleri var. *gapensis* 1. 2 — *Sesleria coerulea* 1. 3 — *Puls. alpina* 1. 2 — *Bromus erectus* 3. 4 — *Anthyllis vulneraria* 2. 3 — *Ononis repens* 2. 3 — *Rosa spec.* 2. 3 — *Dactylis glomerata* 1. 2 — *Briza media* 1. 2 — *Poa alpina* 1. 2 — *Galium boreale* 1. 2 — *Salvia pratensis* 1. 1 — *Asperula cynanchica* 1. 1 — *Onobrychis viciaefolia* 1. 1 — *Trifolium montanum* 1. 1 — *Scabiosa graminifolia* 1. 1 — *Veratrum album* 1. 3 — *Plantago alpina* 1. 2 — *Achillea millefolium* 1. 1 — *Galium* cf. *lucidum* 1. 1 — *Cerastium spec.* 1. 1 — *Dianthus* spec. 1. 1 — *Phyteuma spec.* 1. 1 — *Helianthemum spec.* 1. 1 — *Primula spec.* 1. 1 — *Carlina acaulis* +. 1 — *Plantago media* +. 1 — *Chrysan-*

themum leucanthemum +. 1 — *Euphorbia cyparissias* +. 1 — *Carex caryophyllea* +. 1 — *Tragopogon pratense* +. 1 — (*Laserpitium spec.* +. 1).

2. Fort Brunetta bei Susa (Tal der Dora Riparia)

Trockenrasen, 30° Nord, Veget.-Bed. 65 %, 520 m, Aufnahmefläche 6 qm.

Pulsatilla Halleri var. *segusiana* 2. 3 — *Festuca glauca* 2. 3 — *Carex humilis* 2. 2 — *Amelanchier ovalis* 1. 2 — *Quercus pubescens (petraea)* +. 1 — (*Juniperus communis* +. 2) — (*Prunus Mahaleb* +. 2) — *Sempervivum tectorum* 1. 2 — *Globularia cordifolia* 1. 1 — *Asperula cynanchica* 1. 1 — *Teucrium montanum* 1. 2 — *Teucrium chamaedrys* 1. 2 — *Geranium sanguineum* 1. 2 — *Bupleurum ranunculoides* ssp. *gramineum* 1. 1 — *Lavandula officinalis* 1. 2 — (*Andropogon ischaemon* 1. 2) — *Galium* cf. *purpureum* 1. 2 — *Helianthemum spec.* 1. 1 — *Thesium* cf. *montanum* 1. 2 — *Pimpinella saxifraga* +. 1 — *Onobrychis viciaefolia* +. 1 — *Selaginella helvetica* +. 2 — *Ononis natrix* +. 1 — *Ononis rotundifolia* +. 1 — *Campanula rotundifolia* +. 1 — *Peucedanum Oreoselinum* +. 1 — *Odontites lutea* +. 1 — *Scabiosa Columbaria* +. 1 — *Thymus serpyllum* coll. +. 2 — *Sedum dasyphyllum* +. 2 — *Lotus corniculatus* +. 1 — *Vincetoxicum officinale* +. 1 — *Allium sphaerocephalum* +. 1 — *Arabis hirsuta* +. 1 — *Sedum reflexum* +. 1 — *Galium silvaticum* +. 1 — *Fumana procumbens* +. 1 — (*Echinops ritro* +. 1) — *Potentilla* cf. *heptaphylla* +. 1 — *Leontodon spec.* +. 1 — *Camptothecium lutescens* 1. 2 — *Tortella cupressiforme* 1. 2 — *Cladonia convoluta* 1. 2.

3. Vorberg der Gfäller Wand bei Mautern/Steiermark

Steiler Felshang mit humosen Nischen, 50° S-SO, Pflanzenbed. 50 %, Felsen 40 %, nackter Boden 10 %, 1400 m, 50 m unterhalb der Waldgrenze.

Pulsatilla Halleri ssp. *styriaca* 1. 2 — *Sesleria coerulea* 1. 3 — *Carex humilis* 3. 3 — *Globularia cordifolia* 2. 3 — *Euphorbia cyparissias* 1. 2 — *Galium spec.* 1. 2 — *Teucrium chamaedrys* 1. 2 — *Cerastium arvense* +. 1 — *Sempervivum montanum* (nur in Felsspalten) 1. 3 — *Helianthemum spec.* +. 3 — *Achillea clavenae* +. 1 — *Thymus spec.* 1. 2 — *Lotus corniculatus* 2. 3 — *Senecio doronicum* +. 1.

4. 100 m oberhalb Hochleitnerhof zwischen Kammern und Mautern (Steiermark)

Mesobrometum auf Kalkschutthang; stark humos mit einzelnen Kalkbrocken, 20° S; Bedeckung 95 %; a-Horizont ca. 20 cm; Aufnahmefläche 15 qm.

Pulsatilla Halleri subsp. *styriaca* 1. 2 — *Bromus erectus* 2. 1 — *Festuca longifolia* 1. 2 — *Juniperus communis* +. 5 — *Carex montana* +. 2 — *Carex ornithopoda* +. 2 — *Carex alba* +. 1 — *Asperula cynanchica* +. 2 — *Helianthemum spec.* 1. 2 — *Lotus corniculatus* +. 1 — *Euphorbia cyparissias* +. 2 — *Hypocrepis comosa* 3. 2 — *Brunella grandiflora* +. 2 — *Polygonatum officinale* 1. 2 — *Potentilla heptaphylla* 1. 1 — *Alectorolophus minor* 1. 2 — *Biscutella laevigata* 1. 2 — *Trifolium montanum* +. 2 — *Teucrium chamaedrys* 1. 2 — *Orobanche teucrii* 1. 2 — *Plantago media* 2. 2 — *Plantago lanceolata*

1. 2 — *Helleborus niger* +. 1 — (*Thuidium tamariscinum* +. 2) — (*Hylocomium rugosum* +. 2).

5. Berg Baba bei Lucivna/Slowakei

Oberer Dolomit, 800 bis 820 m; lichter Wald mit *Pinus silvestris, Picea excelsa, Acer pseudoplatanus, Sorbus aria, S. aucuparia, Corylus avellana, Tilia cordata, Rosa pendulina, Rosa spinosissima, Lonicera xylosteum, Ribes alpinum, Viburnum opulus, Cotoneaster tomentosa, Berberis vulgaris, Daphne cneorum, Dryas octopetala, Campanula cochleariifolia, Crepis jacquinii, Festuca duruscula, Arctostaphylos uva-ursi, Thesium alpinum, Primula auricula, Tofieldia calyculata, Calamintha alpina, Crepis alpestris, Polygala amara brachyptera, Campanula carpatica, Aconitum moldavicum, Cimicifuga europaea, Clematis alpina, Laserpitium latifolium, Rubus saxatilis, Pimpinella major, Dianthus praecox, Adenophora liliifolia, Pulsatilla slavica, Valeriana tripteris, Biscutella laevigata, Phyteuma orbiculare, Carduus glaucus, Minuartia laricifolia, Anthyllis vulneraria alpestris, Bellidiastrum michelii, Chrysanthemum corymbosum, Centaurea triumfetti, Seseli osseum, Asperula glauca, Asperula tinctoria, Anthericum ramosum, Thymus praecox, Anthemis tinctoria, Scabiosa ochroleuca, Pimpinella saxifraga, Carex michelii, Aster amellus, Trifolium alpestre, Achillea tanacetifolia distans, Brachypodium pinnatum, Veronica teucrium, Carduus collinus, Saxifraga aizoon, Libanotis montana, Sesleria calcaria, Bupleurum falcatum, Calamagrostris varia, Hippocrepis comosa, Allium montanum, Leontodon incanus, Sempervivum hirtum, Alyssum calycinum.*

6. Dolomit-Felsen bei Kráľova Lehota im Váh-Tal/Slowakei (Fundort 800 m hoch)

Pinus silvestris 3. 3 — *Picea excelsa* 1. 1 — *Sorbus aria* — *Corylus avellana* — *Calamagrostis varia* 4. 4 — *Carex humilis* 2. 2 — *Festuca glauca* + — *Cirsium pannonicum* 1. 1 — *Crepis alpestris* + — *Chrysanthemum leucanthemum* + — *Centaurea scabiosa* + — *Sempervivum hirtum* + — *Pulsatilla slavica* 1. 1 — *Vincetoxicum officinale* + — *Geranium sanguineum* 2. 2 — *Coronilla varia* + — *Trifolium alpestre* + — *Potentilla opaca* + — *Euphorbia cyparissias* + — *Asperula tinctoria* 1. 1 — *Lonicera xylosteum* + — *Inula salicina* +. 2 — *Digitalis grandiflora* — *Teucrium chamaedrys* + — *Melampyrum silvaticum* + — *Origanum vulgare* + — *Anthericum ramosum* + — *Medicago falcata* + — *Rubus saxatilis* + — *Brachypodium pinnatum* + — *Aster amellus* +. 2 — *Stachys recta* + — *Campanula rapunculoides* + — *Polygonatum officinale* + — *Calamintha acinos* + — *Lilium martagon* + — *Epipactis atropurpurea* + — *Lotus corniculatus* + — *Rosa sp.* + — *Origanum vulgare* + — *Achillea tanacetifolia stricta* — *Centaurea triumfetti sokolensis* — *Laserpitium latifolium* + — *Ajuga genevensis* + — *Veronica teucrium* + — *Bupleurum falcatum* + — *Arabis arenosa.*

7. 1 km nördlich Ai-Petra/Jaila-Gebirge, Krim[5])

Boden: schwarzbodenartig, wenig mächtig, schutthaltig; Kalkgestein mit dünner Kreideschicht, 1200 m, 15—25° Südost; Bodenbedeckung 70 bis 75 %.

(Nach Drude:) *Carex humilis* Leyss. cop.-I — *Festuca sulcata* Hack. cop.-I — *Psephellus declinatus* (M. B.) C. Koch sp. — *Thymus tauricus* Klok. et Des. sp. — *Pimpinella lithophila* Schischk. sp. — *Pulsatilla taurica* Juz. sp. — *Androsace villosa* L. sol. — *Potentilla recta* L. sol. — *Iberis saxatilis* L. sol. — *Galium verum* L. sol. — *Filipendula hexapetala* Gilib. sol. — *Inula oculus* Christi L. sol. — *Euphorbia glareosa* Pall. sol. — *Cotoneaster taurica* Pojark. un. — *Genista albida* Willd. sol.

III. Methode der Sippencharakterisierung

Die starke Variabilität aller *Halleri*-Sippen erfordert zur Charakterisierung die in der Genetik geübte statistische Arbeitsweise. Deshalb wurde von möglichst reichhaltigem Material ausgegangen. Sämtlichen Diagrammen liegt pro Einheit eine Individuenzahl von > 100 Stück zugrunde. Die vorwiegend an lebenden Pflanzen vorgenommenen Beobachtungen wurden durch umfangreiche Herbarstudien ergänzt.

Die morphologischen Untersuchungen erstreckten sich auf sämtliche oberirdischen Organe; auf Rhizomuntersuchungen ist mit Rücksicht auf die Seltenheit unserer Pflanze verzichtet worden. Besonderer Wert wurde auf ontogenetische Gleichartigkeit des untersuchten Materials gelegt (siehe S. 5): die Blütenuntersuchungen wurden zur Zeit der Reife der mittelständigen — also zwischen Tepalen und Gynäzeum befindlichen — Antheren vorgenommen. Laubblätter sind von Ende Juli an untersucht worden und die Keimblätter kurz vor ihrem Absterben.

Folgende Einzeluntersuchungen wurden durchgeführt:

Keimblätter

1. Länge und Breite der Blattspreite
2. Index der Blattspreite (= Breite : Länge)

Primärblätter

1. Breite und Länge
2. Index
3. Zipfelanzahl

Blüte

1. Farbmessungen nach Ostwald an den Innen- und Außenseiten beider Tepalenkreise
2. Tepalenlänge, -breite und -index
3. Haarlänge (maximal)

---

[5]) Nach frdl. Mitt. v. Prof. Dr. N. I. Rubzow, Botan. Garten von Nikita/Krim.

4. Behaarungsfarbe
5. Länge und Art der apikalen Griffelfärbung
6. Griffelbreite 1 mm unter der Spitze[6])
7. Krümmung des Griffels im obersten Millimeter
8. Karpellänge
9. Antherenlänge, -breite und -index[6])

Knospenschuppen

1. Länge und Breite
2. Behaarungsfarbe
3. Haarlänge
4. Größe der Spreitenanlagen

Hochblätter

1. Länge
2. Zipfelanzahl
3. Zipfelbreite
4. Behaarungsfarbe
5. Behaarungslänge (maximal)
6. Länge des verwachsenen Teiles bis zur Zipfelausgliederung
7. Farbe des verwachsenen und des restlichen Teiles
8. Zipfelverzweigung

Laubblätter

1. Laubblattlänge zur ersten Blütezeit
2. Zipfelanzahl
3. Fiederungsgrad und -intensität (siehe S. 27)
4. Spreitenbreite (= Länge der beiden untersten Fiedern 1. Ordnung)
5. Spreitenlänge (vom Rhachisbeginn an gemessen)
6. Spreitenindex (= Spreitenbreite : Spreitenlänge)
7. Zipfelbreite = Endbreite der unteren Fieder 1. Ordnung an der Auszweigung der letzten Fieder 2. Ordnung
8. Fiederbreite = Maximalwert am unteren Segment
9. „Zipfellänge" = Länge der untersten Fieder 2. Ordnung
10. Stiellänge des Laubblattes
11. Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung
12. Stiellänge der untersten Fieder 2. Ordnung an der untersten Fieder 1. Ordnung
13. Stellung der Fiedern 1. Ordnung
14. Länge des untersten Internodiums[7]) an der Rhachis

---

[6]) Messungen durchgeführt mit einem Mikroprojektionsapparat Zeiss/Winkel Göttingen

[7]) Als „Internodium" (= interjugum) ist der Rhachisabschnitt zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fiederabgängen bezeichnet.

15. Länge des untersten Internodiums an der Fieder 1. Ordnung
16. Behaarungslänge (maximal)
17. Verzweigungswinkel zwischen Rhachis und der unteren Fieder 1. Ordnung

Frucht

1. Länge des Fruchtknotens nach dem Heranreifen
2. Griffellänge bei der ausgewachsenen Frucht
3. Stengellänge der fruchtenden Pflanze unter und über dem Involukrum, Indexerrechnung sowie Gesamtstengellänge

Ferner

1. Stengeldurchmesser der blühenden Pflanze unter dem Involukrum
2. Stengellänge der blühenden Pflanze unter (= Schaft oder scapus) und über (= Stiel oder pedunculus) dem Involukrum
3. Epidermisuntersuchungen
4. Blütenbeginn.

Von diesen 67 Messungen und Zählungen erwies sich bei der Auswertung die Mehrzahl als unbrauchbar oder wenig nützlich. Der größte Teil der Merkmalsamplituden schwingt nämlich weit aus, und zwar bei zahlreichen Taxa in weitgehend übereinstimmender Weise. Dort aber, wo sich Merkmalsdifferenzen zwischen den Rassenkreisen ergeben, handelt es sich meist nur um verschiedene Schwerpunktverteilungen. (Die Selektionsbedeutung der ausgewerteten Merkmale sei nicht erörtert.)

Die Wiedergabe zahlreicher Tabellen ist mit Rücksicht auf ihre für den Leser umständliche Ausdeutung unterblieben[8]) und statt dessen das Wesentliche in Diagrammen dargestellt. Besonderes Gewicht kommt jeweils der Angabe des Durchschnittes zu. Dabei ergab sich, daß sich der Zentralwert (oder Median) weitgehend mit dem arithmetischen Mittel deckt, denn die Einzeldaten scharen sich symmetrisch um den Durchschnittswert. Das Streuungsmaß wurde in einzelnen Abbildungen durch Minimal- und Maximalwerte angedeutet; zusammenfassend ist es in den Tabellen zusammen mit den durchschnittlichen Werten auf S. 34 f. angegeben.

Außer dem Versuch, die Taxa in allen Eigentümlichkeiten zu charakterisieren, wurde die Vererbungsweise einiger Merkmale beobachtet. Die langsame Entwicklung — eine F_2-Generation erhält man erst nach 4 bis 5 Jahren — und die schwierige Aufzucht dieser Wildpflanze in größeren Mengen ließ Vererbungsversuche nur in kleinem Umfang zu. Allerdings standen Filial-Generationen aus früheren Jahren zur Verfügung.

Als nächstverwandtes Taxon wurde *Pulsatilla grand.* Wend. in alle Untersuchungen einbezogen.

---

[8]) Sie sind im Institut für Angew. Botanik, Tübingen, hinterlegt.

IV. Merkmale der Pulsatilla Halleri-Taxa[9])

A. Blüte

Abb. 6 gibt einen Überblick über den Habitus der blühenden Pflanze; die Zeichnung wurde nach Durchschnittswerten konstruiert. Die Einzelmerkmale werden weiter unten beschrieben. Hier beachte man besonders die Gesamthöhe; es sind etwa drei Typen vorhanden: den kleinsten repräsentieren die westalpinen Pflanzen, denen sich die östliche subsp. *taurica* eng anschließt. Dem 2., mittleren Typ ist *P. grandis* und subsp. *styriaca* zuzurechnen, und am größten sind die beiden Slowakei-Formen. Die Maße wurden, wie gesagt, zur Zeit der Reife der ersten Antheren gewonnen; die sich ständig

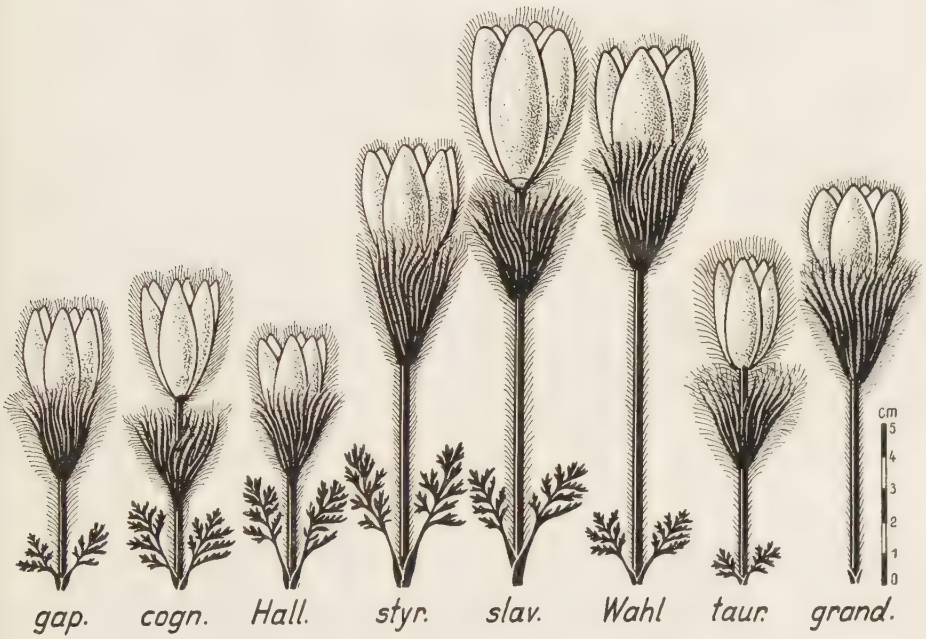

Abb. 6. Blühende *P. Halleri* und *grandis*-Pflanzen (Durchschnitt).

verändernde Länge des Blütenschaftes (unter dem Involukrum) und des Blütenstieles (über dem Involukrum) kann man also trotzdem in die vergleichende Betrachtung einbeziehen. In auffälliger Weise ist das Längenverhältnis Schaft/Stiel bei var. *cognensis* und subsp. *taurica* zugunsten des Blütenstieles verschoben. Nach der Blüte wachsen Schaft und Stiel unabhängig voneinander in spezifischer Weise weiter (siehe S. 32 ff.).

Die Färbung der Blüten ist innerhalb aller *Halleri*-Taxa gleichartig. Sie wird im wesentlichen durch Delphinidin- und Pelargonidinglucoside her-

[9]) Siehe auch die Tabellen auf S. 34 f.

vorgerufen (Ensslin 1958). Messungen an den Außentepalen junger Blüten ergaben nach Ostwald Werte um 42 bis 46 mit den Schattierungsgraden 1 e bis p g. Rotviolette Töne überwiegen also, doch konnten am Fundort ebenso wie bei *P. grandis* auch blauere Nuancen beobachtet werden.

Am stärksten sind die Außenseiten des äußeren Tepalenkreises gefärbt. Mit dem Heranwachsen der Blüten ist ein starker Farbwechsel verbunden: die geschlossene Knospe kann dunkelviolett sein, beim Verblühen aber hellblau werden. Die Ansicht, *P. grandis* sei stets blaustichiger als *Halleri*, ist nicht richtig: in der Slowakei konnten am natürlichen Fundort keine Unterschiede festgestellt werden. (Die im Handel erhältlichen Formen von „*P. slavica*" sind allerdings auffallend rot, doch sind sie mit den Slowakei-Pulsatillen nicht völlig identisch.)

Abb. 7 gibt die Durchschnitts- und Extremwerte der Blütenblattgröße wieder. Die beiden Slowakeiformen überragen die übrigen beträchtlich, wobei sich die var. *Wahlenbergii* außerdem durch ihre Breite auszeich-

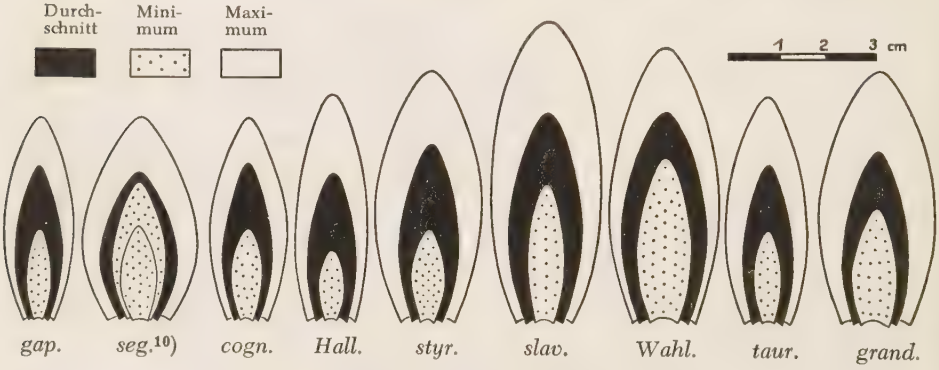

Abb. 7. Perigonblätter von *P. Halleri* und *grandis*.

net. Als nächste schließen sich subsp. *styriaca* und *P. grandis* an. (Sie sind aber wohlunterschieden durch ihren Breiten-/Längenindex: Abb. 8; denn subsp. *styriaca* ist besonders schmal gestaltet.) Die vier Westalpentaxa samt der Krimpflanze gleichen sich im wesentlichen. Allerdings sind die Blütenblätter der var. *segusiana* besonders breit, und die bei den benachbarten alpinen Rassen anzutreffende Zwergwüchsigkeit fehlt. Wie erinnerlich, liegt der Fundort nur 520 m hoch. Pflanzen vom nahen Mont Cenis (1900 m) entsprechen dagegen völlig den übrigen aus dieser Höhe. Auch in Kulturversuchen blieben diese Größendifferenzen bestehen.

Die Haarlänge der Blüten ist Abb. 9 zu entnehmen. (Es wurde bei jedem Individuum das längste auffindbare Haar gemessen und aus diesen Werten der Durchschnitt gebildet.) Die Haare befinden sich vorwiegend auf den Außenseiten der Tepalen, am dichtesten auf der Randzone. Mit 8 mm ist die

[10]) innerste Linie: Mont Cenis

Blütenbehaarung bei subsp. *taurica* am längsten; sie umhüllt das Blütenköpfchen als dichter, silbrigweißer Pelz. Über die Karpaten- und Westalpentaxa nimmt sie immer weiter ab und beträgt bei subsp. *styriaca* nur noch 2,5 mm. Im Leben sind alle Haare ± silbrigweiß gefärbt; danach können sie vergilben. Im Gegensatz dazu ist *P. grandis* (= γ *auricoma* Pritzel) schon im Leben meist mit goldgelben, übrigens sehr kurzen Haaren versehen.

Abb. 8. Perigonblatt-Index von *P. Halleri* und *P. grandis* (Durchschnitt).

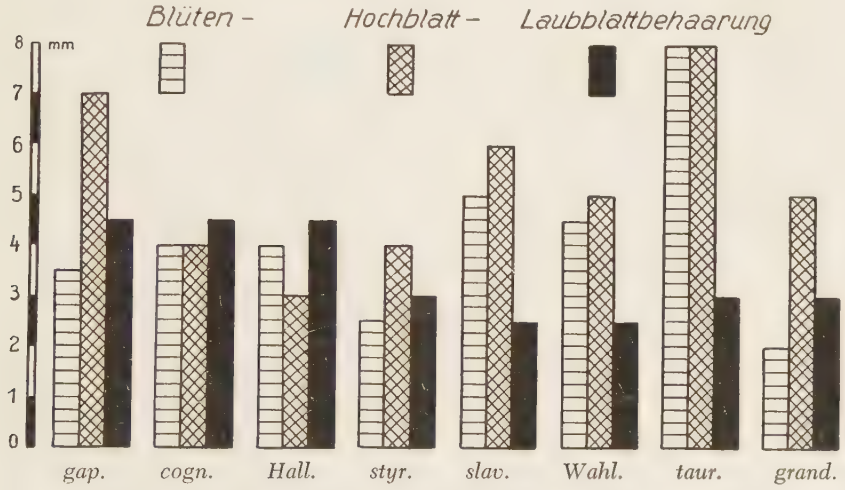

Abb. 9. Behaarung der *P. Halleri* und *P. grandis* (Durchschnitt).

Die normale Perigonblattanzahl beträgt 6, doch sind Abweichungen häufig. Die Blüten eines Stockes sind in dieser Beziehung meist gleichartig ausgestattet, was als Hinweis auf die Erblichkeit zu deuten ist. Bei der Sippe aus dem Aosta-Tal (Abb. 10) kommen sogar überwiegend 7 Tepalen vor und 9 sind keine Seltenheit. Die untersuchte Krimform wies diese Anoma-

lität nicht auf. In den Karpaten ist eine vermehrte Perigonblattanzahl selten. (Auch W. Zimmermann, 1934, S. 220, stellte eine Anomalienhäufung bei den Westrassen der *P. vulgaris* s. l. fest.)

Vorwiegend sind die äußeren Blütenblätter einige Millimeter länger als die inneren, selten sind sie gleichlang, bisweilen sogar kürzer. Abb. 11 zeigt, daß die steierische Form dem ersten Typus angehört; die Aosta-, Karpaten- und

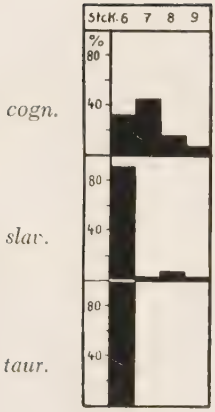

Abb. 10. Perigonblattanzahl.

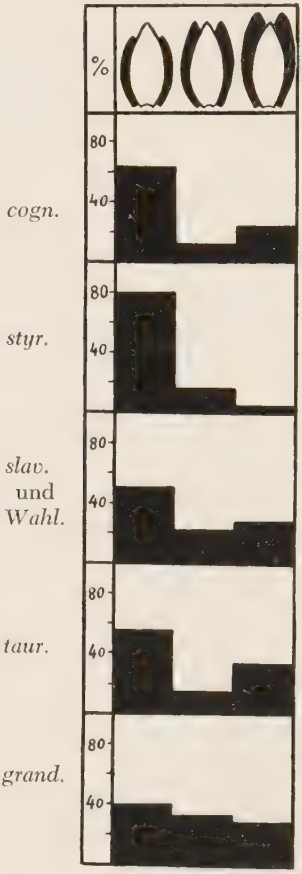

Abb. 11. Längendifferenz zwischen äußeren und inneren Tepalen (weiß: äußeres Blütenblatt; schwarz: inneres Blütenblatt).

Krim-Taxa sind zu über 20 % mit Blüten ausgestattet, deren innere Blätter die äußeren an Länge überragen, und bei *P. grandis* haben sogar 60 % aller Blüten gleichlange oder kürzere Außentepalen.

Die zu Untersuchungen verwendeten Antheren wurden stets homologen Stellen entnommen, nämlich der Mitte zwischen Tepalen und Gynäzeum.

Das ist notwendig, weil die Antheren innerhalb eines Androzeums unterschiedlich sind. Namentlich nach außen hin werden sie immer kürzer unter geringer Breitenreduktion, und ganz kontinuierlich gehen sie dann in Nektarien über.

Vielen Taxa ist eine spezifische Antherenform eigen (Abb. 12). Von praktischem Interesse ist die Längen- und Indexdifferenz zwischen subsp. *slavica* und *P. grandis* (Abb. 13), deren Areale z. T. identisch sind. Es läßt sich nämlich an den diesen beiden Sippen gemeinsamen Lokalitäten im Zweifelsfalle — also im Frühjahr, wenn die Laubblätter noch unentwickelt sind — durch Antherenmessungen mit ziemlicher Sicherheit die Zugehörigkeit zu den Rassenkreisen entscheiden. Erfahrungsgemäß sind die Unterschiede so groß, daß man sich bei der Beurteilung sogar auf sein Augenmaß verlassen kann. Die *grandis*-Antheren sind rundlich gedrungen, die der subsp. *slavica* schlanker und größer.

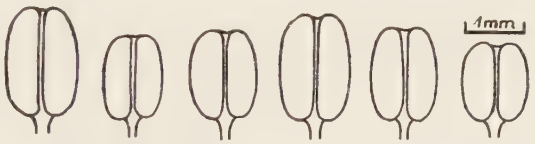

Abb. 12. Antheren (Durchschnitt).

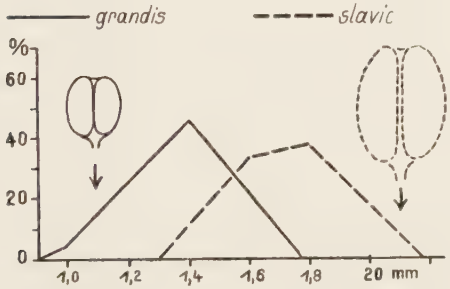

Abb. 13 a. Antherenlänge von *P. grandis* und *P. Halleri* var. *slavica*.

Auch die Karpelle weisen Eigentümlichkeiten auf, die für die Taxa charakteristisch sind. Hierbei mußte besondere Sorgfalt auf die Auswahl ontogenetisch gleichwertigen Materials gelegt werden, da die Griffelentwicklung erst mit der fertigen Ausbildung der Frucht abgeschlossen ist. Als Kriterium galt auch hier das Reifungsstadium der Antheren. Aus Abb. 14 geht hervor, daß die Karpelle der subsp. *slavica* und *styriaca* länger sind als die der var. *cognensis*, und daß diese wiederum die var. *segusiana* und *P. grandis* an Länge übertrifft. Diese Längenverhältnisse bleiben innerhalb der *P. Halleri* s. l. auch bei der Frucht erhalten (Abb. 39). Dagegen wächst merkwürdigerweise die Frucht von *P. grandis* später mehr in die Länge als die aller *Halleri*-Vertreter. Wenn so in der Blüte die *Halleri*-Formen gegenüber der *P. grandis* relativ

lange Karpelle haben, so besagt das nicht, daß sie an sich länger sind, sondern nur, daß bei ihnen die Entwicklung gegenüber den Antheren beschleunigt ist.

Ferner ist die Krümmungsintensität der Griffelspitzen charakteristisch (Abb. 15). Man beachte, daß es sich auch hier um Durchschnittswerte handelt, denn es kommen bei allen Formen Schwankungen zwischen 0 und 25° vor, nur eben in verschiedener Häufigkeit. *P. grandis* ist schwächer gekrümmt als *P. Halleri* s. l. (und diese wiederum als viele Formen der *P. vulgaris*, nach W. Zimmermann 1938, S. 80).

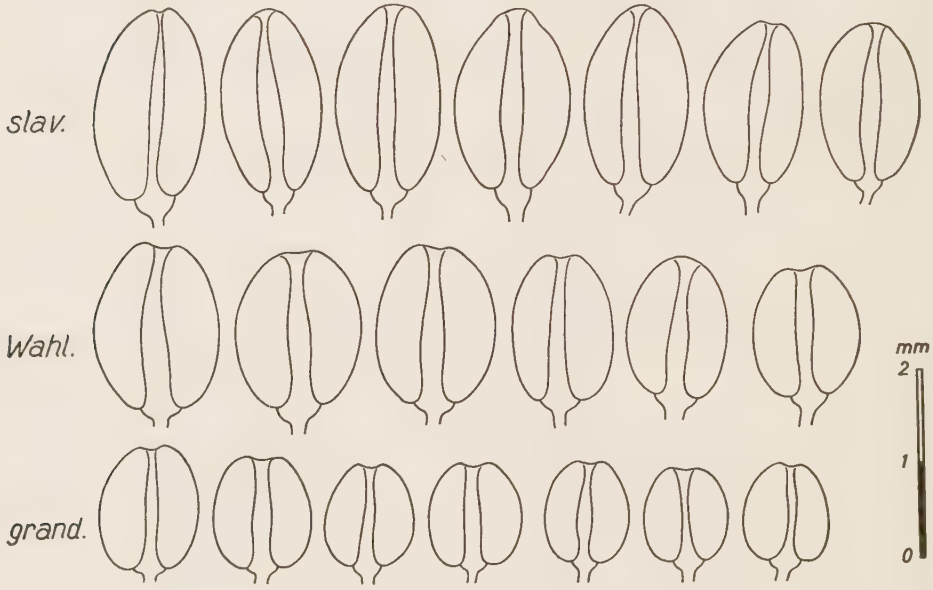

Abb. 13 b. Antheren (vgl. Text).

Abschließend ist festzustellen, daß die Blüten der einzelnen Taxa Eigentümlichkeiten besitzen, vor allem unter Berücksichtigung der Durchschnittswerte. Das spricht für eine phylogenetische Eigenentwicklung auch im Bereich der Blüte — eine Eigenentwicklung, die wegen der geographischen und damit genetischen Isolation wahrscheinlich ist. Jedoch treten keine sich völlig ausschließenden Merkmale auf. Überall sind gleitende Übergänge vorhanden. Eine stärkere Differenzierung haben dagegen die vegetativen Pflanzenteile erfahren, insbesondere die Laubblätter (S. 24 ff.).

B. Involukrum

Die Messungen von drei Hochblattmerkmalen sind genetisch interessant: die der Länge des Involukrums, der Anzahl seiner Zipfel und seiner Behaarung.

Die L ä n g e (Abb. 16) zeigt wieder ein Merkmalsgefälle: die kleinsten Involukren sind bei der östlichsten und den westlichsten Taxa vertreten; die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* haben — analog ihrem kräftigen

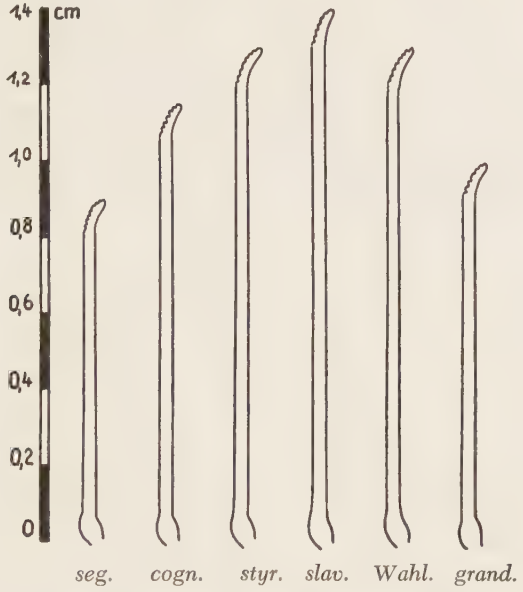

Abb. 14. Karpell-Länge (Durchschnitt).

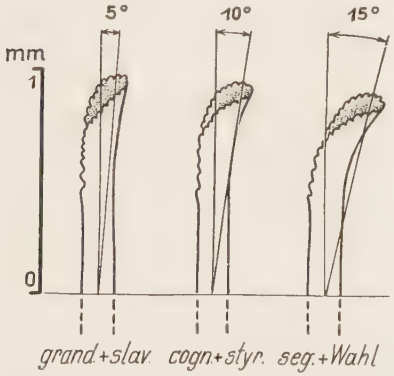

Abb. 15. Krümmung der Karpellspitzen (Durchschnitt).

Habitus — das längste Involukrum, während subsp. *styriaca* eine vermittelnde Stellung einnimmt.

Die Durchschnittswerte der H o c h b l a t t z i p f e l z a h l e n differieren zwar bei den einzelnen Taxa, jedoch nur in geringem Maße (Abb. 17). Zählungen an Einzelpflanzen einiger experimentell hergestellter Kreuzungen — es

wurden bis zu 52 Involukren an einem einzigen Stock ausgewertet — ergaben Schwankungen, die annähernd den gesamten Amplitudenbereich dieses Merkmals innerhalb der betreffenden Geschwisterpflanzen umfassen. Die Hochblattzipfelzahl scheint also genetisch nicht in enge Grenzen gezwängt zu sein.

Die Haarfarbe der Hochblätter entspricht der der Blüten. Die Haarlänge ist dagegen unabhängig von der Blütenbehaarung gestaltet (Abb. 18): zwar hat auch hier subsp. *taurica* die längsten Haare (8 mm); die übrigen Taxa schließen sich aber in anderer Reihenfolge an. Die der Westalpen stimmen diesmal nicht untereinander überein, denn die var. *gapensis* hat relativ lange, var. *Halleri* aber extrem kurze Involukralhaare. Die übrigen Formen liegen dazwischen, subsp. *styriaca* wiederum mit einem sehr kleinen Wert.

C. Laubblätter

Die Laubblätter sind zur Blütezeit noch ± unentwickelt und erlangen ihre endgültige Gestalt erst im Hoch- bis Spätsommer. Die ontogenetische Entwicklung verläuft vom eiförmigen Keimblatt über das dreilappige Primärblatt und das handförmige „patens-Blatt" ohne „Internodien".

Die Länge der Laubblätter beim Öffnen der ersten Blüte ist für die Taxa charakteristisch (Abb. 19). Es ist ein Gefälle vorhanden. Die Wallisform hat im Durchschnitt längere Blätter als die übrigen drei der Westalpen; das mag mit der durch die geographische Höhe bedingten späteren Blütezeit zusammenhängen. Die längsten Blätter hat subsp. *styriaca*. Bei der sich jahreszeitlich sehr früh entwickelnden *P. grandis* sind dagegen niemals Laubblätter während der Blütezeit ausgebildet. Auch bei gleichzeitiger Messung sind die Laubblätter der *P. grandis* durchweg kürzer. Die subsp. *taurica* und var. *Wahlenbergii* haben zu 50 % noch keine sichtbaren Laubblätter. Bei den Westalpentaxa sind sie dagegen stets — wenn auch in verschiedener Länge — vorhanden.

Die endgültige Blattgröße läßt drei Typen unterscheiden. Dem 1., zierlichsten gehören die Westalpentaxa und die Krimform an, dem 2. subsp. *styriaca*, var. *slavica*, var. *Wahlenbergii* und subsp. *macedonica*, während dem 3. Typ, der die größten Exemplare umfaßt, subsp. *rhodopaea* und *P. grandis* zuzuzählen sind.

Als Blattspreitenbreite (Abb. 20) wird die Länge der beiden unteren Fiedern 1. Ordnung bezeichnet. Subsp. *taurica* weist den größten Prozentsatz an sehr schmalen Blättern auf. Var. *gapensis*- und *Halleri*-Blätter sind meist 5 bis 9 cm breit, die der übrigen Westalpentaxa noch etwas breiter. Die größten Werte wurden bei *P. grandis* und subsp. *rhodopaea* gemessen; die übrigen liegen dazwischen.

Ein Vergleich mit Abb. 21 zeigt, daß var. *Wahlenbergii* den größten Breiten-/Längen-Index[11]) hat (Abb. 22), nämlich bis zu 1,9, wäh-

[11]) Die Index-Werte decken sich nicht mit dem am Spreitenumriß zu errechnenden Breiten-/Längenverhältnis, denn als Spreitenlänge wurde auch für die Indexberechnung nur die Rhachis einschließlich der Endfieder in Rechnung gezogen.

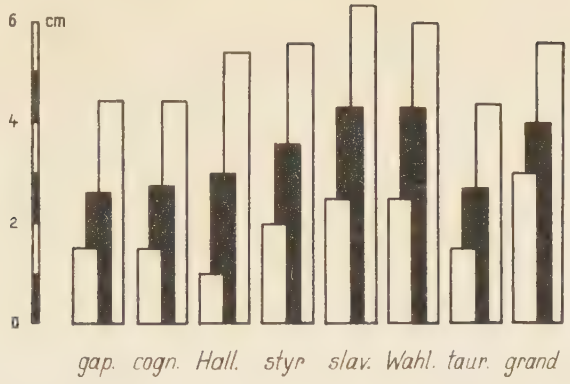

Abb. 16. Länge des Involukrums (Minimum, Durchschnitt und Maximum).

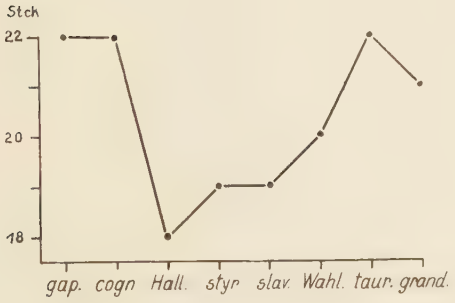

Abb. 17. Hochblattzipfelzahl (Durchschnitt).

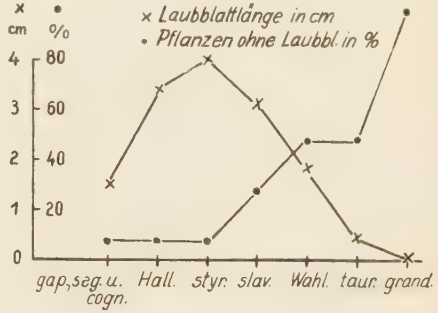

Abb. 19. Laubblattlänge zur ersten Blütezeit.

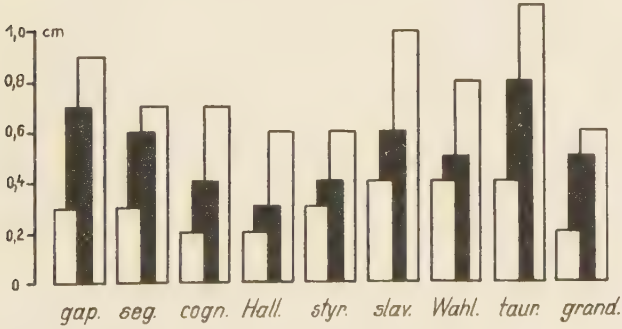

Abb. 18. Hochblatthaarlänge (Minimum, Durchschnitt und Maximum).

rend var. *slavica* relativ länglich gestaltet ist. Manchen Formen sind bestimmte Blattumrisse eigentümlich; z. B. ist var. *gapensis* ausgesprochen rundlich, var. *Halleri* und *slavica* sind mehr länglich dreieckig. Doch sind die Unterschiede zu fein, als daß sie sich ohne weiteres zur Sippencharakterisierung verwerten ließen.

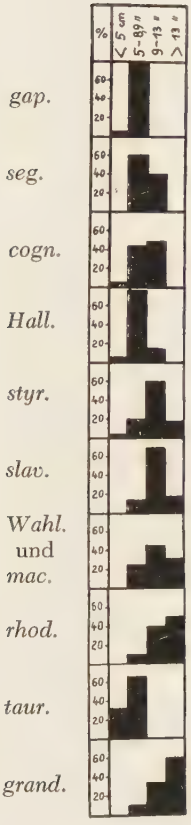

Abb. 20. Laubblattspreitenbreite.

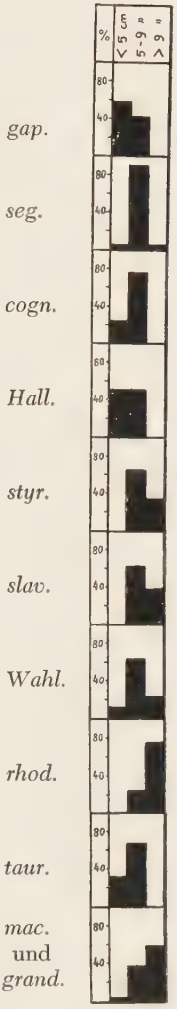

Abb. 21. Laubblattspreitenlänge. (= Rhachis + Endfieder).

Die Fiedern 1. Ordnung können wechselständig oder gegenständig stehen (Abb. 23). Subsp. *styriaca* und die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* bilden in diesem Merkmal eine Einheit: ihre Fiedern 1. Ordnung

sind fast regelmäßig gegenständig angeordnet; die Fiederung der anderen Gruppen ist zu ca. einem Viertel wechselständig.

Weitgehend wird der Charakter eines Blattes durch die Zipfelanzahl bestimmt (Abb. 24). Sie kann bei den *Halleri*-Taxa ungefähr zwi-

Abb. 25. Laubblattzipfelzahl.

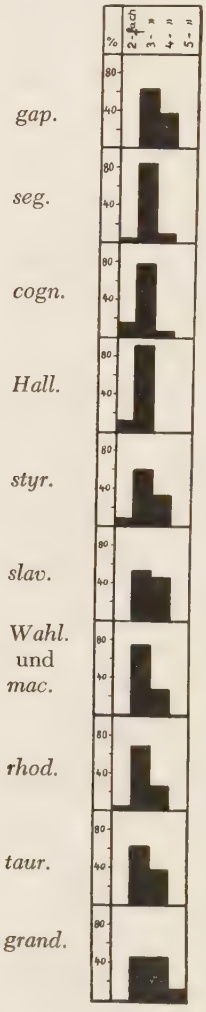

Abb. 26. Fiederungsgrad der Laubblätter.

schen 30 und 160 schwanken; bei Jugendblättern ist sie noch geringer, bei *P. grandis* dagegen bisweilen höher. Unter den Westsippen ragt var. *gapensis* durch die durchschnittliche Zipfelzahl von über 60 heraus. Die höchste Zipfelanzahl hat — wenn man von *P. grandis* absieht — subsp. *rhodopaea*. Die

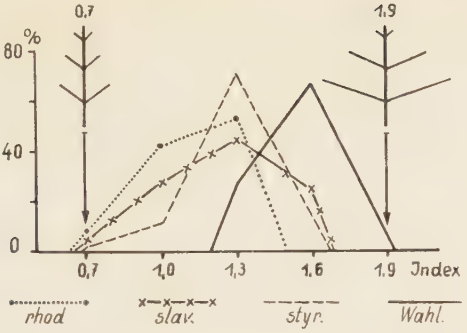

Abb. 22. Laubblattspreiten-Index.

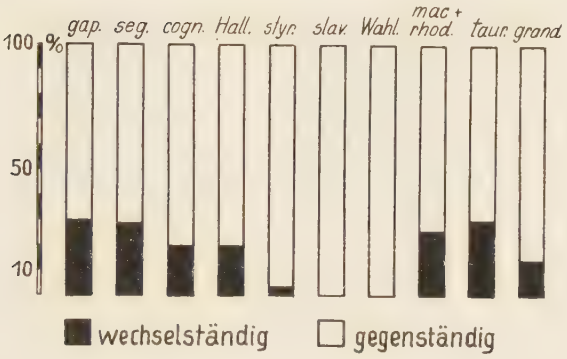

Abb. 23. Laubblattfieder 1. Ordnung.

Abb. 24. Laubblattzipfelzahl (Durchschnitt).

Werte von subsp. *taurica* und var. *slavica* liegen bei 50; am wenigsten unterteilt ist var. *Wahlenbergii* mit weniger als 40 Zipfeln. Berücksichtigt man die geringe Größe (siehe oben) des Gap- und Krim-Blattes einerseits und die große Blattfläche der var. *Wahlenbergii* andererseits, so werden die Unterschiede erst recht deutlich. Denn bei dieser Betrachtungsweise beträgt die Zipfelzahl das 4- bis 6fache. Subsp. *styriaca* weist die gleiche Zahl auf wie drei ihrer westlichen Nachbarn, wirkt aber infolge ihrer beträchtlichen Größe weniger unterteilt.

Im Vergleich *styriaca* — *slavica* weichen die Ergebnisse ab von Wagner (1942) und Aichele (1954 und 1957), die völlige Übereinstimmung bzw. gerade umgekehrte Beziehungen beobachteten.

Zipfelzahlen unter 40 sind bei var. *gapensis* und *slavica*, subsp. *rhodopaea* und *taurica* und *P. grandis* selten, bei den anderen vorwiegend anzutref-

Abb. 27. Blätter von *P. grandis* (6fach gefiedert) und *P. Halleri* subsp. *styriaca* (2fach gefiedert).

fen (Abb. 25); das Schwergewicht liegt bei den ersten zwischen 40 und 80 und ist bei subsp. *rhodopaea* und *P. grandis* am weitesten nach oben verschoben.

Die Blätter innerhalb des *Halleri*-Formenkreises können 2- bis 4fach gefiedert sein (Abb. 26). Der Fiederungsgrad gibt an, wievielfach ein Blatt gefiedert ist. In Abb. 27 ist einem 6fach gefiederten Blatt (auch für *P. grandis* ist diese Fiederung ungewöhnlich) eines mit zweifacher Fiederung gegenübergestellt. Von diesem Fiederungsgrad allein hängt aber die Zipfelzahl nicht ab. Abb. 26 zeigt, daß z. B. var. *Wahlenbergii*, die im Durchschnitt die niedrigste Zipfelzahl hat, dennoch zu ~ 30 % vierfach gefiedert ist gegenüber var. *Halleri*, die bei einer größeren Zipfelanzahl niemals 4fach, dagegen bisweilen sogar nur 2fach gefiedert ist. Die Zipfelzahl ergibt sich also erst aus Fiederungsgrad und Fiederanzahl, also aus dem als Fiederungsintensität bezeichneten Wert (Abb. 28). Als Fiedern zählen alle an der Mittelrippe ansitzenden Blatteile, ohne Rücksicht darauf, ob sie voneinander durch „Internodien" getrennt sind oder nicht. Als Fiedern 2. Ordnung wurden

nur die an einer unteren Fieder 1. Ordnung befindlichen gezählt, als Fiedern 3. Ordnung nur die einer Fieder 2. Ordnung usw. Die hohe Zipfelzahl bei subsp. *rhodopaea* resultiert z. B. aus der großen Fiederanzahl 1. und 2. Ordnung, nicht aber aus dem Fiederungsgrad, der schwächer ist als etwa bei der wenigerzipfeligen var. *slavica*. Ein anderes Beispiel: die im Vergleich zu den übrigen Westalpentaxa hohe Zipfelanzahl der var. *gapensis* erklärt sich aus der größeren Fiederanzahl 2. und 3. Ordnung, zugleich aber auch aus dem stärkeren Fiederungsgrad.

Die „Internodien" an der Rhachis werden als Internodien 1. Ordnung bezeichnet, die an der unteren Fieder 1. Ordnung als Internodien 2. Ordnung.

Durch besonders lange Internodien sind die beiden südlichsten Formen, subsp. *macedonica* und *rhodopaea*, ausgezeichnet: Das unterste Internodium 1. Ordnung ist bei subsp. *rhodopaea* stets, bei subsp. *macedonica* ganz überwiegend länger als 2 cm, und auch das 2. Internodium (von unten) ist meist vorhanden (Abb. 29 und 30). Auch *P. grandis* hat stets ein 2. Internodium 1. Ordnung. Dadurch wirken diese Taxa feingliederiger als die anderen. Bei subsp. *taurica* ist das 2. Internodium 1. Ordnung gleichfalls meist vorhanden, doch erreicht das 1. Internodium selten eine Länge von 2 cm. Ebenso ist es bei den Westalpenformen, die in vielen Blattmerkmalen sehr stark an die Krim-Pflanzen anklingen und mit ihnen enger verwandt zu sein scheinen als mit den geographisch näheren Taxa des Balkans, der Karpaten und der Steiermark. Unter den Westalpensippen ist var. *segusiana* mit dem längsten Internodium 1. Ordnung versehen, ein Merkmal, durch das sich ihr Blatthabitus dem der subsp. *styriaca* angleicht.

Für var. *Wahlenbergii* ist ein kurzes unterstes Internodium 1. Ordnung und das häufige Fehlen des darauffolgenden Internodiums kennzeichnend. Var. *slavica* steht in diesen beiden Merkmalen zwischen var. *Wahlenbergii* und subsp. *styriaca*. Von diesen drei stimmt var. *Wahlenbergii* in bezug auf das unterste Internodium 1. Ordnung, subsp. styriaca aber im 2. Internodium 1. Ordnung mit den übrigen Taxa — exkl. subsp. *macedonica* und *rhodopaea* — am meisten überein.

Die kürzesten Internodien innerhalb aller Pulsatillen finden sich bei der diploiden *P. patens* (die geographisch dem Formenkreis von subsp. *slavica* am nächsten steht). Auch die Jugendblätter aller *Pulsatilla*-Taxa haben diese *patens*-Gestalt ohne Internodien. Sie sind daher handförmig wie die meisten *Ranunculus*-Blätter. Wegen der kurzen Internodien ist var. *Wahlenbergii* 1814 von Szontagh als „*Anemone patens* β" bezeichnet worden. Außerdem haben Beauverd u. a. die Formenkreise von *Pulsatilla Halleri* auf *P. patens* zurückgeführt.

Beim Internodium 2. Ordnung — das sich, wie gesagt, an der untersten Fieder 1. Ordnung befindet — ist eine Korrelation zum 2. Internodium 1. Ordnung vorhanden (Abb. 31). Var. *Wahlenbergii* z. B. als Vertreter des einen

Abb. 28. Laubblattfiederzahl (Durchschnitt; vgl. Text).

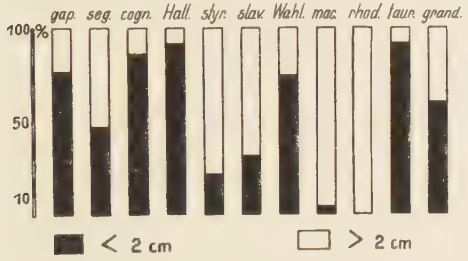

Abb. 29. Länge des untersten Internodiums 1. Ordnung.

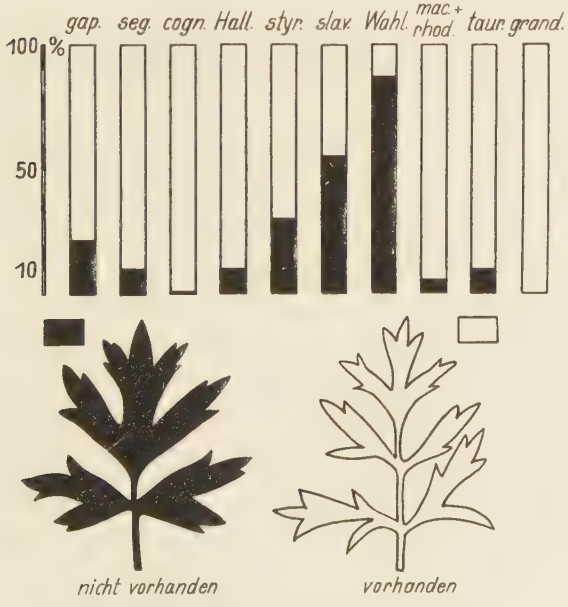

Abb. 30. 2. Internodium 1. Ordnung.

Extrems verfügt im allgemeinen weder über ein 2. Internodium 1. Ordnung noch über ein Internodium 2. Ordnung. Bei var. *gapensis* sind dagegen in der Regel beide vorhanden.

Die Länge der untersten Fiedern 2. Ordnung korreliert im wesentlichen mit den sonstigen Blattausmaßen (Abb. 32). Ausnahmen bilden subsp. *macedonica* und *rhodopaea,* bei denen diese Fieder relativ kurz, und var. *segusiana,* bei der sie außergewöhnlich lang gestaltet ist.

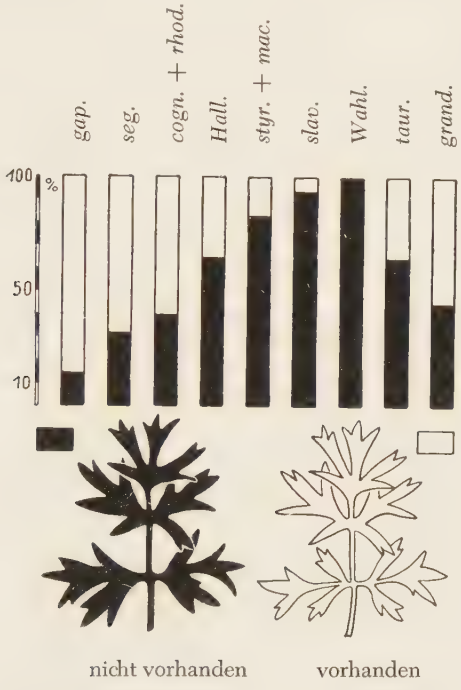

Abb. 31. Unterstes Internodium 2. Ordnung.

Eine noch charakteristischere Eigenschaft der Blätter ist ihre Zipfel- und Fiederbreite. Der erste Wert wurde an der Spitze der unteren Fieder 1. Ordnung gewonnen, unmittelbar oberhalb der Auszweigung der am weitesten apikal gelegenen Fiedern 2. Ordnung. Der andere Wert, die Fiederbreite[12]), wurde an der unteren Fieder 1. Ordnung gemessen, und zwar dort, wo die Fiedern am breitesten miteinander verschmolzen sind und eine lückenlose Blättchenfläche bilden.

Bei beiden Merkmalen (Abb. 33 und 34) nimmt die Breite in folgender Reihenfolge zu: *grandis, gapensis, taurica, cognensis* und *Halleri, segusiana, slavica, styriaca* und *rhodopaea* und schließlich *macedonica* und *Wahlenbergii.* Bei der Endzipfelbreite fällt die starke Differenz zwischen Durchschnitt

[12]) Fieder im Sinne von Segment.

und Maximum bei subsp. *styriaca* auf. Var. *slavica* ist weniger variabel, da bei den Slowakei-Sippen schon eine Sonderung in eine schmal- und in eine breitzipfligere Rasse vorgenommen wurde. Das Taxon aus dem Rhodope-Gebirge bildet einen Übergang zwischen der außerordentlich plumpen var. *Wahlen-*

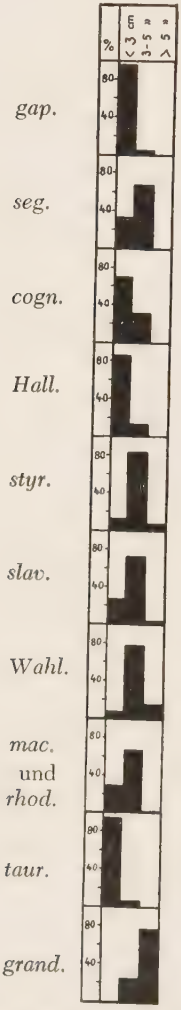

Abb. 32. Länge der untersten Fieder 2. Ordnung.

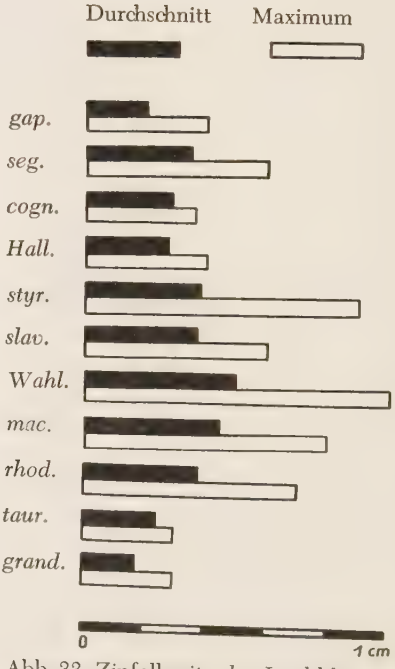

Abb. 33. Zipfelbreite der Laubblätter.

bergii und ihren Nachbarsippen var. *slavica* und subsp. *styriaca*. Ziemlich übereinstimmend sind die benachbarten Varietäten *cognensis* und *Halleri* gestaltet. Von den übrigen Westalpentaxa unterscheidet sich var. *segusiana* durch eine größere Endzipfel- und Fiederbreite. Sie nähert sich in diesem

Merkmal der Murtaler Pflanze. *P. grandis* ist von sämtlichen *Halleri*-Sippen durch seine minimale Fiederbreite geschieden. Zwar klingen drei Westtaxa und das Taxon der Krim in diesem Merkmal an *P. grandis* an; da die Gesamt-

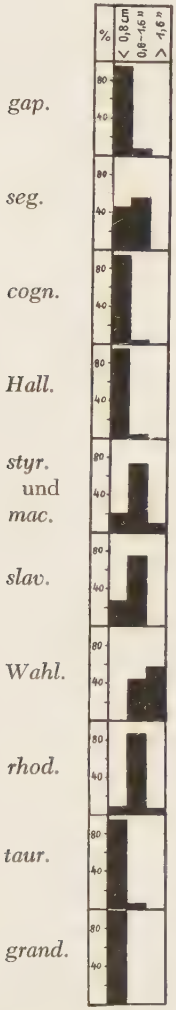

Abb. 34. Fiederbreite der Laubblätter.

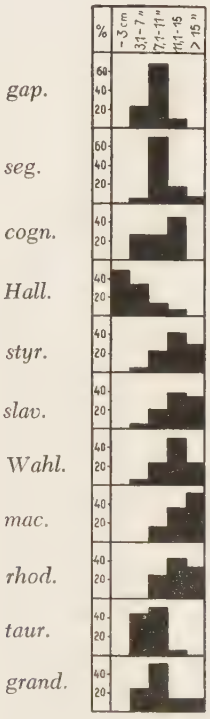

Abb. 35. Laubblattstiellänge.

blattfläche von *P. grandis* aber ein Vielfaches von der der anderen beträgt, wirkt *grandis* wesentlich schmalzipfeliger. (Die Charakterisierung der *P. grandis* bezieht sich — wie oben gesagt — auf die Formen der Slowakei.)

Die längsten Laubblattstiele hat subsp. *macedonica* (Abb. 35); darauf folgen subsp. *styriaca,* var. *slavica* und subsp. *rhodopaea.* Alle

diese Blätter verfügen über große Blattspreiten; die einzelnen Blatteile sind also harmonisch aufeinander abgestimmt. Extrem kurzstielig ist die hochalpine Walliser Pflanze, obwohl ihre Blattspreitenlänge nicht hinter der der Nachbarformen zurücksteht. Sie ist also in dieser Beziehung wohl unterschieden von den nächstbeheimateten Pflanzen des Aosta-Tales, mit denen sie sonst vieles gemeinsam hat. Var. *segusiana* nähert sich auch in der Blattstiellänge der Steiermärker Pflanze, denn sie ist die einzige westalpine, deren Stiel zuweilen länger als 15 cm wird. Subsp. *taurica* zeigt die gewohnte Übereinstimmung mit ihren westlichen Verwandten und *P. grandis* hat eine vermittelnde Stellung inne, ist also nicht ganz so lang gestielt wie ihre Spreitenlänge es erwarten ließe.

Ein Merkmal ist allein für subsp. *rhodopaea* charakteristisch: die Stiellänge der unteren Fieder 1. Ordnung (Abb. 36): nur bei dieser Unterart kommen Längen von > 3 cm vor. Die subsp. *macedonica* und *styriaca* zeichnen sich durch Werte von > 2 cm aus; darin werden sie von keinem weiteren Taxon erreicht.

Die Behaarung der Laubblätter ist an Exsikkaten nicht mehr korrekt feststellbar, da die Haare teilweise im Alter ausfallen. Die an frischem Material gewonnenen Werte gibt Abb. 9 wieder. Bemerkenswert ist die lange und dichte Behaarung der Westalpensippen. Sie überzieht insbesondere die Blattoberseite als silberweißer Schleier und bildet an den Zipfelspitzen charakteristische Büschel. Diese Eigentümlichkeit veranlaßte Pritzel (1841), die westalpinen *Halleri*-Taxa unter dem Namen „*Anemone Halleri* α *villosissima*" zusammenzufassen. Subsp. *taurica* zeigt ähnliche Pinsel an den Blattspitzen; sie werden hier aber vorwiegend durch eine Haarhäufung an diesen Stellen hervorgerufen, weniger durch die absolute Haarlänge. Die übrigen Pflanzen sind kürzer behaart. Sie unterliegen dem Haarausfall viel stärker als das Taxon α *villosissima*, eine Entwicklung, die sich nicht erst an den Herbarexemplaren zeigt, sondern sich schon im Leben bei fortgeschrittenem Alter anbahnt.

Alle jungen Blätter sind dichter behaart als die älteren, weil schon das jugendliche Blatt mit dem endgültigen Haarkleid versehen ist und das allmähliche Flächenwachstum die Einzelhaare auseinanderschiebt.

Abschließend sieht man, daß die Laubblattentwicklung innerhalb der einzelnen Taxa eigenwilliger verlaufen ist als die der Blüten-Hochblattregion. Ausgewachsene Laubblätter — aber nur diese! — lassen sich also zur Identifizierung recht gut heranziehen.

D. Fruchtende Pflanze

Im folgenden ist als Schaft = scapus der Stengel unter dem Involukrum, als Stiel = pedunculus der darüber befindliche Teil bezeichnet.

Nach der Blüte pflegen sich Schaft und Stiel der Pulsatillen bis zur Fruchtreife zu verlängern. Besonders stark wächst der Stiel heran, dessen Länge

Abb. 36. „Stiellänge" der untersten Fieder 1. Ordnung.
(Die Gipfelpunkte liegen bei 0,5 cm.)

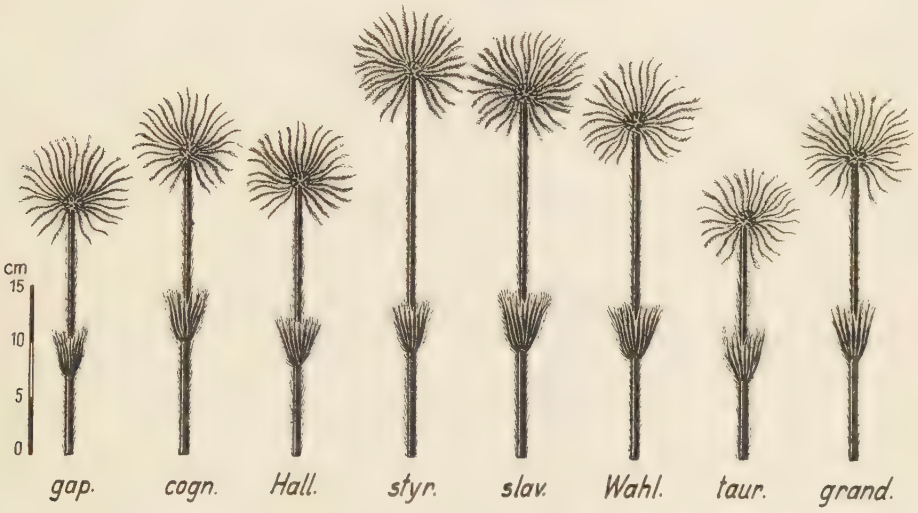

Abb. 38. Fruchtende Pflanzen (Durchschnitt).

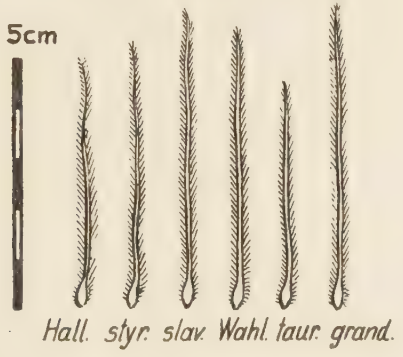

Abb. 39. Fruchtlänge (Durchschnitt).

während der Blüte nur einen Bruchteil der des Schaftes beträgt, ihn aber später mindestens um das $1^1/_2$fache übertrifft. Beauverd (1920) begründet — auf einem Herbarzettel — mit auf diesem Merkmal seine nov. var. *gapensis* ined., indem er betont: „. . . . pedunculo post anthesin scapo ± duplo longiae!" und an anderer Stelle im gleichen Jahr: „. . . . et par la forte accrescence des pedun-

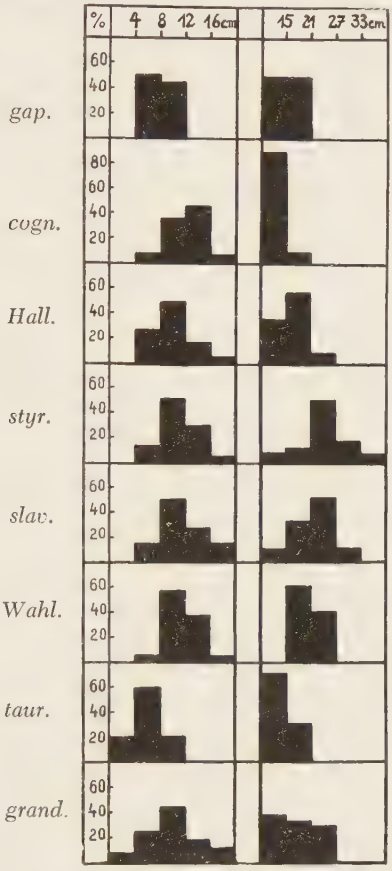

Abb. 37. Stengellänge der fruchtenden Pflanze (links: unter dem Involukrum, recht: über dem Involukrum).

cules après l'anthèse (peduncule -- $1^1/_2$—$1^3/_4$ scape!)". Die statistischen Messungen ergaben, daß die Schäfte um das folgende Vielfache durch die Stiele an Länge überragt werden:

cognensis	1,6
Halleri, taurica, grandis	2,0
gapensis	2,1
Wahlenbergii, slavica	2,3
styriaca	2,7

Tabelle 1. Übersicht über die wichtigsten Blüten- und Fruchtmerkmale[1]).

Merkmale	vgl. Abb.	var. *gap.*	var. *segus.*	var. *cogn.*	var. *Hall.*	subsp. *styr.*	var. *slav.*	var. *Wahlb.*	subsp. *taur.*	*Puls. grandis*
Länge der blühenden Pflanze	6	**85** 60—150	**95** 60—160	**95** 70—160	**80** 40—140	**135** 70—200	**175** 70—240	**170** 60—230	**105** 60—170	**125** 60—180
Tepalenlänge	7	**34** 20—44	**32** 28—44	**34** 20—44	**32** 15—49	**38** 20—54	**45** 30—65	**45** 35—59	**34** 20—49	**37** 25—54
Tepalenbreite	7	**11** 6—16	**17** 12—25	**11** 8—17	**11** 6—15	**13** 8—23	**16** 8—23	**19** 12—23	**11** 6—17	**14** 10—25
Blütenhaarlänge	9	**3,5** 2—7	**4** 3—8	**4** 2—6	**4** 1—5	**2,5** 1—6	**5** 2—8	**4,5** 1—6	**8** 5—12	**2** 1—3
Antherenlänge	13						**1,8** 1,3—2,2			**1,4** 0,9—1,8
Länge des Involukrums	16	**25** 16—45	**27** 16—45	**27** 16—45	**30** 10—55	**36** 20—57	**45** 25—65	**45** 25—60	**27** 16—45	**40** 30—57
Haarlänge des Involukrums	18	**7** 3—9	**6** 3—7	**4** 2—7	**3** 2—6	**4** 3—6	**6** 4—10	**5** 4—8	**8** 4—12	**5** 2—6
Blattlänge zur 1. Blütezeit	19	**20** 10—40	**20** 10—40	**20** 10—40	**34** 10—70	**40** 10—70	**32** 10—60	**20** 10—60	**8** 10—30	**0** 0
Stengellänge unter dem Involukrum[2])	37 38	**75** 50—120		**110** 50—170	**85** 40—190	**100** 50—200	**105** 50—220	**95** 50—200	**75** 35—120	**105** 35—190
Stengellänge über dem Involukrum[2])	37 38	**150** 90—210		**155** 90—210	**155** 90—250	**240** 120—400	**210** 120—330	**195** 120—300	**130** 90—210	**175** 90—300

[1]) Fettgedruckte Zahlen geben den Durchschnitt (arithmetisches Mittel) an. Alle Werte in mm.
[2]) Bei fruchtender Pflanze.

Tabelle 2. Übersicht über die wichtigsten Blattmerkmale[1]).

Merkmale	vgl. Abb.	var. *gap.*	var. *segus.*	var. *cogn.*	var. *Hall.*	subsp. *styr.*	var. *slav.*	var. *Wahlb.*	subsp. *maced.*	subsp. *rhod.*	subsp. *taur.*	*Puls. grandis*
Spreitenbreite	20	**66** 40—90	**88** 60—130	**83** 45—110	**76** 30—120	**110** 49—220	**109** 60—180	**121** 50—180	**121** 70—180	**135** 60—250	**82** 40—90	**101** 50—220
Spreitenlänge	21	**48** 30—90	**64** 30—110	**65** 30—90	**52** 30—90	**83** 50—180	**91** 50—180	**90** 30—140	**97** 50—170	**118** 60—220	**62** 30—90	**85** 45—160
wechselständig [2])	23	**30%**	**28%**	**20%**	**20%**	**1,5%**	**0%**	**0%**	**27%**	**27%**	**30%**	**15%**
Zipfelzahl	24 25	**63** 20—120	**42** 15—80	**43** 20—80	**40** 20—80	**47** 15—100	**55** 20—130	**37** 15—70	**41** 20—120	**72** 30—140	**49** 30—80	**76** 30—180
Fiederungsgrad	26	**3,4** 3—4	**3,1** 2—4	**2,9** 2—4	**2,9** 2—4	**3,3** 2—4	**3,5** 3—4	**3,2** 3—4	**3,2** 3—4	**3,3** 2—4	**3,3** 3—4	**3,3** 3—6
Länge des unteren Intern. 1. Ordnung	29	**15** 0,1—40	**20** 0,1—50	**16** 0,1—40	**12** 0,1—40	**26** 0,1—70	**27** 0,1—80	**16** 0,1—60	**34** 0,1—70	**43** 20—100	**12** 0,1—40	**27** 0,1—90
2. Internod. 1. Ordnung vorhanden	30	**79%**	**90%**	**98%**	**90%**	**70%**	**45%**	**12%**	**95%**	**95%**	**90%**	**100%**
Länge des unteren Intern. 2. Ordnung	31	**3,5** 0—11	**2** 0—12	**3** 0—11	**1,5** 0—8	**1** 0—24	**0,5** 0—4	**0** 0	**1,5** 0—17	**6** 0—65	**2** 0—6	**3,5** 0,1—8
Endzipfelbreite	33	**2,0** 1—4	**3,5** 1—6	**2,9** 1—3,5	**2,8** 1—4	**3,8** 2—9	**3,7** 2—6	**5,0** 2—10	**4,5** 2—8	**3,8** 2—7	**2,5** 1—3	**1,8** 1—3
Fiederbreite	34	**6,0** 3—13	**9,0** 3—16	**7,0** 3—11	**6,5** 1—10	**11,0** 5—22	**10,0** 5—15	**17,0** 8—26	**9,0** 5—18	**11,0** 6—24	**6,5** 3—10	**3,5** 1—7
Stiellänge	35	**82** 31—150	**115** 50—190	**104** 31—150	**28** 10—150	**154** 50—300	**139** 50—250	**119** 50—250	**164** 80—300	**134** 80—250	**110** 31—150	**130** 50—250
Stiellänge d. unteren Fieder 1. Ordnung	36	**2,6** 0—15	**5** 0—18	**3,8** 0—17	**4,5** 0—22	**4,8** 0—25	**3,5** 0—21	**1,4** 0—10	**6,9** 0—30	**10,0** 0—60	**1,5** 0—15	**2,7** 0—17
Haarlänge	9	**4,5**	**4,5**	**4,5**	**4,5**	**3,0**	**2,5**	**2,5**	**3,5**	**4,5**	**3,0**	**3,0**

[1]) Fettgedruckte Zahlen geben den Durchschnitt (arithmetisches Mittel) an. Alle Werte in mm (exkl. „Fiederungsgrad").
[2]) Fieder 1. Ordnung.

Es handelt sich um Durchschnittswerte; nach beiden Seiten sind Abweichungen häufig. Die Pflanze von Gap hat also unter den Westformen tatsächlich relativ lange Stiele; das ist aber keine individuelle Eigentümlichkeit, sondern ein mit einem anderen westalpinen Taxon (var. *Halleri*) gemeinsames Merkmal. Eine Ausnahme bildet dagegen var. *cognensis* (Abb. 37), deren Stiel im Verhältnis zum Schaft nicht so stark heranwächst, die aber trotzdem insgesamt größer wird als die anderen beiden (Abb. 38). Bei ihr sitzt gewissermaßen das Involukrum besonders hoch; der Schaft ist außergewöhnlich lang. Er ist länger als bei den Steiermark/Karpaten-Sippen, obwohl var. *cognensis* in der Gesamthöhe längst nicht an diese heranreicht. Die subsp. *styriaca*-Stiele sind am längsten, sowohl absolut als auch relativ. In der Gesamthöhe schließen sich var. *slavica*, var. *Wahlenbergii* und *P. grandis* an. Am kleinsten bleibt die fruchtende Pflanze der Krim.

Die Fruchtlänge (Abb. 39) — es wurden die längsten Früchte gemessen, die aufzufinden waren — entspricht etwa den Maßen der Gesamthöhe der blühenden Pflanzen. Eine Ausnahme bildet *P. grandis*, die bei sonst gedrungenerem Bau über die längsten Früchte verfügt.

V. Taxonomie von Pulsatilla Halleri

Folgende nomenklatorische Neuordnung wird — unter Berücksichtigung der technischen Zweckmäßigkeit — den genetischen und den aus der geographischen Isolation resultierenden Gegebenheiten gerecht:

Sectio *Pulsatilla* (DC. 1818) comb. nov. Aichele 1954
Subsectio *Vulgares* (Juz. 1937) comb. nov. Aich. 1954

Puls. Halleri (All. 1773) Willd. 1809

Westalpen-Taxa	„	„	subsp. *Halleri*			
	„	„	„	„	var. *gapensis* var. nov.	
	„	„	„	„	„ *segusiana* (Beauv. 1914) Beauv. 1918	
	„	„	„	„	„ *cognensis* var. nov.	
	„	„	„	„	„ *Halleri*	
Steiermark- und Karpaten-Taxa	„	„	„	*styriaca* (Pritzel 1841) Zämels 1927		
	„	„	„	*slavica* (Reuss 1853) Zämels 1927		
	„	„	„	„	var. *slavica*	
	„	„	„	„	„ *Wahlenbergii* (Szontagh 1863) Aich. & Schwegl. 1957	
Balkan-Taxa	„	„	„	*macedonica* subsp. nov.		
	„	„	„	*rhodopaea* (Stoj. et Stef. 1933 nom. nud.) subsp. nov.		
Krim-Taxon	„	„	„	*taurica* (Juz. 1950).		

Die an vorstehender Übersicht seitlich angefügten Zusammenfassungen kennzeichnen nicht nur geographisch zusammenhängende Taxa; es handelt sich

vielmehr um verwandtschaftliche Zusammenhänge, auf die im Kap. VII näher eingegangen ist. Leider gibt es keinen geläufigen taxonomischen Begriff zwischen species und subspecies, so daß auf eine wissenschaftliche Bezeichnung dieser subsp. coll. verzichtet wurde.

Pulsatilla Halleri (All.) Willd.

in Enumeratio Plantarum Horti Regii Berolinensis (1809) 580 (= *Anemone Halleri* in Misc. taur. tom. V (1770/73), 91 non 1785).

P. Halleri subsp. *Halleri*

Synonymik: Siehe Aichele & Schwegler 1957, excl. *P. polyscapa* Beauv. = *P. Halleri* subsp. *polyscapa* Zämels (siehe Kap. VI).

Diagnose: Siehe Aichele & Schwegler 1957.

Die Unterart *Halleri* umschließt vier Westalpen-Varietäten: *gapensis, segusiana, cognensis* und *Halleri* s. str. Sie ist von den übrigen Unterarten der spec. *Pulsatilla Halleri* durch ihre geographische Verbreitung gesondert und zeichnet sich — gemeinsam mit der taurischen Pflanze — durch eine in allen Teilen reduzierte Tracht sowie filzige Blattbehaarung aus. Die Varietäten der subsp. *Halleri* vikariieren: sie ersetzen kalkholde Formen, z. B. subsp. *styriaca*, auf Silikatgestein. Die unterschiedenen Varietäten transgredieren; eine eindeutige Abgrenzung ist in erster Linie geographisch gegeben. Diese Sippen sind nicht unmittelbar durch Kreuzungen entstanden (wie man aus manchen Literaturangaben, z. B. Beauverds, schließen könnte), sondern es handelt sich um stabilisierte Genotypen.

P. Halleri subsp. *Halleri* var. *gapensis* K. Krause var. nova[13])

Synonymik: *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *Halleri* Aich. & Schwegl. 1957 pro parte.

Diagnose: *Pulsatilla Halleri* var. *gapensis* differt a ceteris varietatibus *Pulsatillae Halleri* subsp. *Halleri* foliorum limbis parvis (circiter 66 mm latis et 48 mm longis), circuitu subrotundis, foliorum laciniis numerosis (circiter 63), angustis (circiter 2 mm latis); petiolis secundariis infimis brevibus (circiter 2,6 mm); involucri pilis longis (circiter 7 mm). Habitat: „Col de Glaize" prope oppidum „Gap".

Holotyp: Herbar Tübingen, Col de Glaize près Gap, Hautes Alpes, 1700 m; VIII. 1957, leg. K. Krause.

Syntyp: Herb. Univ. Lausanne, Herbier Rosine Masson, Col de Glaize près Gap, Hautes Alpes, Stat. Paturages, 1700 m; V. und VI 1867, leg. E. Burle.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

---

[13]) Wurde 1920 von Beauverd im Herbarium als „*P. Halleri* var. *gapensis*" bezeichnet.

Da die 1920 von Beauverd als var. *gapensis* bezeichnete Pflanze keine ausgewachsenen Blätter hat, soll sie nur als Syntyp verwendet werden.

Die Varietät *gapensis* wurde 1957 von Aichele & Schwegler mit den Varietäten *segusiana* und *cognensis* gemeinsam als var. *Halleri* bezeichnet, doch ist 1. das Epitheton „*Halleri*" schon durch Allioni 1773 mit der Walliser Pflanze gültig verbunden worden, 2. ist var. *gapensis* durch mancherlei Merkmale von den beiden benachbarten Taxa var. *segusiana* und var. *cognensis* wohl unterschieden: durch die hohe Laubblattzipfelzahl (63)[14]), die langen Hochblatthaare (0,7 cm) und die geringe Laubblattzipfelbreite (0,2 cm). Die Blattspreiten sind kürzer (4,8 cm) und schmaler (6,6 cm) als die der benachbarten Sippen. Der Blattumriß ist rundlich, die untere Fieder 1. Ordnung sehr kurz gestielt (0,26 cm). Weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,4fach
Fiederbreite	0,6 cm
Laubblattstiellänge	8,2 cm
Unterstes Internodium 1. Ordnung	1,5 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,33 cm.

P. Halleri subsp. *Halleri* var. *segusiana* (Beauv. 1914) Beauv.

in Bull. Soc. Bot. Genève **10** (1918) 289 (non 1921) (— *Anemone Segusiana* Beauverd in Bull. Soc. Bot. Genève **6** (1914) 159, diagn. gall.).

Synonymik: *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *Halleri* Aich. u. Schwegl. 1957 pro parte.

Holotyp: Er konnte trotz Anforderung in keinem der Schweizer Herbarien aufgefunden werden, so daß mit seinem Verlust zu rechnen ist.

Neotyp: Herb. Tübingen. Fort Brunetta bei Susa, 500 m, VIII. 1956; leg. K. Krause.

Verbreitung: Siehe Kapitel II.

Der Diagnose und der zugehörigen Abbildung Beauverds liegen leider nur jugendliche Blattstadien zugrunde (siehe l. c. Fig. 1, 3). Denn sie betont, daß die Laubblätter nur mit drei Primärsegmenten ausgestattet seien (l. c. p. 290: „segmentis primariis 3" und p. 291: „d'une seule paire de segments primaires libres, la paire supérieure lorsqu'elle existe, restant soudée au segment terminal ..."). Auch Christ, dem er Blätter zur Beurteilung vorlegte, fiel die Übereinstimmung mit *P. patens* auf (l. c. **13**, 1921, p. 141 f.) Dagegen haben alle 50 von mir im August 1956 eingesammelten Blätter der gleichen Lokalität fünf Primärsegmente; das höhere Primärsegment ist keinesfalls mit dem terminalen verbunden. Beauverd beobachtete 1915 bis 1917 die Pflanze von Susa in Kultur; wahrscheinlich bildete sie infolge der mit einer Umpflanzung verbundenen Entwicklungshemmung nur jugendliche Blätter aus, die ja bei allen Taxa an den *patens*-Typ anklingen.

---

[14]) Die in diesem Kapitel in Klammern angegebenen Werte bezeichnen stets das arithmetische Mittel.

Beschreibung: Die Varietät *segusiana* ist als Rasse der Ebene von den übrigen Westalpen-Halleri-Taxa in mehreren Merkmalen streng geschieden. Die Blattspreiten sind — trotz niedriger Zipfelzahl (42) breiter (8,8 cm) und länger (6,5 cm). Sie weisen die größte Endzipfel- (0,35 cm) und Fiederbreite (0,9 cm) auf. Einige weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,1fach
Laubblattstiellänge	11,5 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,5 cm
Unterstes Internodium 1. Ordnung	2,0 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,2 cm
Unterste Fieder 2. Ordnung meist	> 3,0 cm

P. Halleri subsp. *Halleri* var. *cognensis* K. Krause var. nova

Synonymik: *P. Halleri* var. *Halleri* Aich. u. Schwegl. 1957 pro parte.

Diagnose: *Pulsatilla Halleri* var. *cognensis* differt a *Pulsatilla Halleri* var. *Halleri* habitu robustiore; foliorum limbis circiter 83 mm latis et 65 mm longis, foliorum internodiis primariis (interjugis)[15]) infimis > 15 mm, foliorum internodiis secundariis infimis (petiolis secundariis) circiter 3 mm longis; foliis ac petiolis dense villosis. Habitat: In montium tractu Mons Emilius inter „Aosta" et „Cogne".

Holotyp: Herb. Lausanne (Herbier H. Jaccard), Pâturage de Chavanisse, vallée de Cogne (Aosta), 2200 m, 23. VII. 1880. Leg. H. Jaccard.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Die Varietät *cognensis* ist der Walliser Pflanze am nächsten verwandt. Sie unterscheidet sich jedoch durch dichtere Behaarung, besonders am Blattstiel, und durch das unterste Internodium 1. Ordnung, das länger als 1,5 cm ist. Die gesamte Blattfläche ist größer (im Durchschnitt 8,3 cm breit und 6,5 cm lang), und die Fiedern sind etwas breiter (0,7 cm). In der Zipfelzahl (43) stimmt sie ziemlich mit var. *segusiana* und var. *Halleri* überein, unterscheidet sich von der ersten jedoch durch schmalere Blattzipfel, von der letztgenannten durch den in allen Teilen kräftigeren Habitus, insbesondere das längere Internodium 1. Ordnung sowie zahlreichere (22) und länger behaarte (0,4 cm) Involukralzipfel. Weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	2,9fach
Endzipfelbreite	0,3 cm
Laubblattstiellänge	10,4 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,38 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,29 cm

P. Halleri subsp. *Halleri* var. *Halleri*

(= *Anemone Halleri* All. l. c. sensu strictissimo)

Synonymik: *P. Halleri* var. *vallesiaca* Beauverd in Bull. Soc. Bot. Genève X (1918) 288.

Diagnose: Siehe Allioni in Misc. taur. tom. V (1770—73) 91.

---

[15]) Siehe S. 28.

Holotyp: Herb. Genf, Fluelen bei Zermatt, St. Nikolai, Wallis, Nr. 1148, Haller collegit.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Das Epitheton wurde dem Taxon zurückgegeben, für das es von Allioni 1773 in seiner ersten diesbezüglichen Veröffentlichung gültig verwendet wurde (unter deutlichem Hinweis auf Hallers Herbarexemplar Nr. 1148 aus dem Wallis). Leider erwähnt Allioni 1785 in seiner „Flora pedemontana" unter dem gleichen Namen eine südfranzösische *P. Halleri* s. l. und gab damit Anlaß zu mancherlei Konfusionen. Da aber die Erstveröffentlichung allein maßgebend ist, muß der Name *P. Halleri* var. *vallesiaca* zugunsten von var. *Halleri* verworfen werden und auch Aicheles Verwendung dieses Epithetons für die südfranzösischen und oberitalienischen *P. Halleri*-Taxa ist nicht statthaft.

Die Walliser Pflanze ist mit der Varietät *cognensis* am engsten verwandt. Außer den im vorigen Abschnitt erwähnten Unterschieden seien noch hervorgehoben: große Laubblätter (4 cm) während der ersten Blütezeit; kleinste Blüte mit kurzer (0,3 cm) Involukralbehaarung und wenigen (18), aber langen (3 cm) Hochblattzipfeln. Vermehrung der Blütenblattzahl auf 7 bis 9 ist sehr häufig (Abb. 10). Weitere Durchschnittswerte:

Zipfelzahl	40
Fiederungsgrad	2,9fach
Spreitenbreite	7,6 cm
Spreitenlänge	5,2 cm
Fiederbreite	0,65 cm
Zipfelbreite	0,28 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,45 cm
Unterstes Internodium 1. Ordnung	1,2 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,13 cm

Der Laubblattumriß bei der var. *Halleri* ist meist dreieckig, da bei relativer Kürze der Fiedern höherer Ordnung die beiden unteren Fiedern 1. Ordnung besonders lang sind (Breiten-/Längenindex des Blattes 1,5).

P. Halleri subsp. *styriaca* (Pritzel) Zämels

in Acta Horti Bot. Univ. Latviensis **1** (1926) 81 (= *Anemone Halleri* var. *styriaca* Pritzel in Anemonarum revisio (1841) 570).

Synonymik: Siehe im übrigen Aichele & Schwegler 1957.

Holotyp: ?

Neotyp: Siehe Aichele & Schwegler 1957.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Von den Westalpensippen ist subsp. *styriaca* durch kräftigere Ausbildung aller Teile und spärlichere Behaarung geschieden.

Da sie immer wieder zu Verwechselungen bzw. falscher Synonymik mit den Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* Anlaß gegeben hat (z. B. Simonkai 1906 und Wagner 1948), seien ihre Besonderheiten gegenüber diesen Sippen

hervorgehoben: Während der Blüte ist subsp. *styriaca* kleinwüchsiger (Gesamthöhe 14 cm) als die beiden östlichen Nachbarsippen; fruchtend überragt sie aber alle übrigen (34 cm durchschnittliche Länge). Zur ersten Blütezeit hat sie die größte Laubblattlänge (4 cm). Hochblätter und Blüten sind nur kurz behaart, die Laubblätter dagegen, besonders noch im Alter, viel stärker als die der Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii*. Der Perigonblattindex ist niedriger (0,32), die Blütenblätter sind also relativ schmal. Die inneren Tepalen sind fast regelmäßig kleiner als die äußeren. Im Merkmal des Breiten-/Längenindex der Laubblätter nimmt subsp. *styriaca* eine Mittelstellung ein: ihre Blätter sind nicht so breit wie die der var. *Wahlenbergii*, aber doch breiter als bei var. *slavica*. Auch in der Laubblattzipfelzahl (47) steht subsp. *styriaca* zwischen den anderen beiden. Allein bei ihr kommen (zu ca. 10 %) nur zweifach gefiederte Laubblätter vor. Subsp. *styriaca* ist ein wenig breitzipfeliger als var. *slavica*, bringt aber niemals so plumpe Blätter hervor wie var. *Wahlenbergii*. Einige weitere Durchschnittswerte:

Laubblattspreitenbreite	11,0 cm
Laubblattspreitenlänge	8,3 cm
Fiederbreite	1,1 cm
Zipfelbreite	0,38 cm
Laubblattstiellänge	15,4 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,48 cm
Unterstes Internodium 1. Ordnung	2,6 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,08 cm

Jávorka (1925) gibt als charakteristisches Merkmal der steierischen Pflanze an: „... unter den endständigen dreispaltigen Endblättern sind noch gewöhnlich 2 Paare Fiederblättchen ...", im Gegensatz zu *P. slavica*, die meist nur ein Paar habe. Dieser Unterschied hat sich bei unseren Messungen nicht bestätigt.

P. Halleri subsp. *slavica* (Reuss) Zämels

in Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 1 (1926) 81 (— *P. slavica* Reuss in Kvetna Slovenska (1853) 5).

Diese Unterart besiedelt die Westkarpaten samt südlichem Vorland. Sie umschließt die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii*, die 1954 von Aichele in wirksamer und 1957 von Aichele & Schwegler in gültiger Veröffentlichung aufgestellt wurden.

Die Zuordnung dieser Epitheta ist allerdings noch problematisch: Szontagh bezeichnete zwar selbst die von ihm benannte Anemone *Wahlenbergii* als synonym mit *Pulsatilla slavica* Reuss; auch gab er als Fundort einen der von Reuss erwähnten an („in alpe Chocs"). Leider aber siedeln dort — wie vielfach im slowakischen Raum — beide Varietäten gemeinsam. Da keine von den Autoren gekennzeichneten Pflanzentypen auffindbar und die Diagnosen wenig spezifisch sind, möchte ich — obwohl die Beschreibungen Reuss' und Szontaghs mehr auf die breitfiederigen Formen, also auf die var. *Wahlenber-*

gii Aichele & Schwegler hinweisen — einer etwaigen Auffindung der Typen und den sich daraus ergebenden Konsequenzen nicht vorgreifen und aus Gründen der nomenklatorischen Stabilität die Epitheta Aichele & Schweglers beibehalten.

Die morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* sind größer als die zwischen den übrigen *P. Halleri* s. l.-Unterarten. Allerdings sind die Übergänge infolge der leichten Kreuzbarkeit bei gemeinsamen Lokalitäten bisweilen fließend. Im ganzen scheint eine Korrelation der vegetativen und floralen Merkmale innerhalb der einzelnen Varietäten vorzuliegen (vgl. Abb. 41). Das Problem ist aber doch wohl verwickelter und soll in einer gesonderten Untersuchung bearbeitet werden.

P. Halleri subsp. *slavica* var. *slavica* (Abb. 68 auf Taf. 1)

Synonymik: *P. slavica* Reuss, Kvetna Slovenska p. 5, 1853, pro parte. — *A. patens* var. β) Wahlenberg, Fl. carp. p. 165, 1814, pro parte. — *A. Wahlenbergii* Szontagh, Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien **XIII,** p. 1082, 1863, pro parte. — *A. pulsatilla* β) *latisecta* Neilreich, Aufz. Gef. Ung.-Slav. p. 236, 1866, saltem pro parte. — *P. Hackelii* Kerner, Österr. Bot. Z. **XVII,** 6, p. 178, 1867 et auct. mult. fl. carp., saltem pro parte. — *P. slavica* Sagorski u. Schneider, Fl. Zentr.-Karp. **II,** p. 37, 1891, pro parte. — *P. Halleri* ssp. *slavica* Zämels, Act. Hort. bot. Latv. **I,** p. 81, 1926, pro parte.

Holotyp: ?

Neotyp: Siehe Aichele & Schwegler 1957. (Leider sind die Blätter der Typuspflanze nicht deutlich sichtbar; einen genaueren Eindruck dieser Varietät gibt Abb. 68.)

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Die Besonderheiten der var. *slavica* gegenüber der subsp. *styriaca* sind im vorigen Abschnitt beschrieben. Hier seien die Differenzen gegenüber var. *Wahlenbergii* hervorgehoben, mit der sie weitgehend das gleiche Areal besiedelt.

Während der Blütezeit ist var. *slavica* mit einer durchschnittlichen Länge von 17,5 cm höher als die Pflanzen aller übrigen Taxa. (Wegen der großen und hohen Blüte[16]) ist „*Puls. slavica*" in Gärten besonders beliebt.) Sie hat nämlich einen besonders langen Blütenstiel (3,5 cm); der Schaft ist kürzer als bei var. *Wahlenbergii* (8,5 cm). Ferner hat var. *slavica* längere Hochblatt- (0,6 cm) und Blütenbehaarung (0,5 cm) als var. *Wahlenbergii*. Deutlich unterscheidet sie sich von ihr im Laubblattindex, der bei var. *slavica* nur (0,7—)**1,3** (—1,7), bei var. *Wahlenbergii* aber (1,4—)**1,6**(—1,9) beträgt (Abb. 22). Auch hat var. *slavica* eine höhere Laubblattzipfelzahl (55) und eine geringere Fieder- (1,0 cm) und Zipfelbreite (0,37 cm). Schließlich zeichnet sich var. *slavica* noch durch das regelmäßige Vorhandensein eines Internodiums 2. Ordnung aus.

Die Varietät *slavica* weist auch Merkmale auf, in denen sie zwischen

[16]) Siehe Abb. 1.

subsp. *styriaca* und var. *Wahlenbergii* steht, z. B. im Tepalenindex (0,37) und in der Laubblattlänge zur ersten Blütezeit (3 cm). Einige weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,5fach
Spreitenbreite	10,9 cm
Spreitenlänge	9,1 cm
Laubblattstiellänge	13,9 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,35 cm

P. Halleri subsp. *slavica* var. *Wahlenbergii* (Szontagh) Aichele & Schwegler

(Abb. 69 auf Taf. 1)

in Fedde Rep. **60**, 1—3 (1957) 176 (= *Anemone Wahlenbergii* Szontagh in Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **13** (1863) 1082 s. str.).

Synonymik: Siehe im übrigen Aichele & Schwegler 1957.

Holotyp: ?

Neotyp: Siehe Aichele & Schwegler 1957.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Die Laubblätter der var. *Wahlenbergii* sind mit den breitesten Fiedern (1,7 cm) und Zipfeln (0,5 cm) ausgestattet. Ihr 2. Fiederpaar ist mit den Endfiedern breitrandig verwachsen, und so wirken die Laubblätter plump und großflächig. Die Zipfelzahl der Laubblätter ist extrem niedrig: 37. Ein Internodium 2. Ordnung ist fast nie vorhanden und die untere Fieder 1. Ordnung ist nur kurz (0,14 cm) gestielt. Var. *Wahlenbergii* hat den längsten Blütenschaft (9,5 cm), den größten Tepalenindex (0,4) und den höchsten Laubblattindex (1,6). Weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,2fach
Spreitenbreite	12,1 cm
Spreitenlänge	9,0 cm
Laubblattstiellänge	11,9 cm
Internodium 1. Ordnung	1,6 cm

Weitere Eigentümlichkeiten sind im vorigen Abschnitt bei der Gegenüberstellung mit der var. *slavica* beschrieben.

P. Halleri subsp. ***macedonica*** K. Krause subsp. nova

(Abb. 70 auf Taf. 2)

Diagnose: *Pulsatilla Halleri* subsp. *macedonica* differt a ceteris subspeciebus *Pulsatillae Halleri* qualitatibus conjunctis: foliorum laciniae circiter 41, petioli circiter 164 mm longi, petioli secundarii infimi plerumque 5—30 mm longi. Habitat: Macedonia; in fluminis „Velika Trjeslica" declivibus et Macedonia meridionale.

Holotyp: Herbarium Tübingen, Inst. f. ang. Bot.; Hab. Mons Patnobrodo, ca. 30 km südl. Skopje, 1000 m, 20. IV. 1957; leg. W. Zimmermann (Abb. 70).

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Besonders charakteristisch für die subsp. *macedonica* sind die drei in der Diagnose angegebenen Merkmale. Im Habitus — sowohl der Blüte als auch der Blätter — nimmt sie eine Mittelstellung ein zwischen den Unterarten *styriaca-slavica* einerseits und subsp. *rhodopaea* andererseits. Doch zeigen sich auch einige Übereinstimmungen mit den Westalpensippen, z. B. in der besonders in der Jugend dichten Laubblattbehaarung. Die untere Fieder 1. Ordnung ist länger gestielt als bei allen übrigen Taxa, ausgenommen *rhodopaea*. Im Merkmal der Fieder- und Zipfelbreite ist subsp. *macedonica* recht heterogen; die Mittelwerte betragen 0,9 cm und 0,45 cm. Weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,2fach
Spreitenbreite	12,1 cm
Spreitenlänge	9,7 cm
Stiellänge der untersten Fieder 1. Ordnung	0,69 cm
Unterstes Internodium 1. Ordnung	3,4 cm
Unterstes Internodium 2. Ordnung	0,13 cm

P. Halleri subsp. *rhodopaea*

(Stoj. et Stef. nom. nud.) K. Krause subsp. nov.

(Abb. 71 auf Taf. 3)

Synonymik: *A. slavica* (Reuss) Hayek var. *rhodopaea* Stoj. et Stef. nom. nud., Fl. Bulg. p. 412, 1933. — *A. rhodopaea* Stoj. et Stef. nom. nud., Fl. Bulg. 2. Aufl. p. 452, 1948. — *P. veležensis* (Beck 1916) Aichele & Schwegler, Fedde Rep. **60**, 1—3 (1957) 186, pro parte.

Diagnose: *Pulsatilla Halleri* subsp. *rhodopaea* differt a ceteris subspeciebus *Pulsatillae Halleri* foliorum laciniis numerosis (circiter 72), petiolis secundariis infimis circiter 10 mm longis, foliorum „internodiis" primariis infimis interjugis[15]) circiter 43 mm longis, foliorum „internodiis" secundariis infimis[17]) (petiolis secundariis) circiter 6 mm longis. Habitat: in montibus „Rhodope" versus „Bačkowo".

Holotyp: Herbarium Tübingen, Hab. östl. Bačkowo, 30° West, 900 m, 11. IV. 1957, leg. W. Zmmermann (Abb. 71 auf Taf. 3).

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Ergänzend zu den in der Diagnose angegebenen Kennzeichen sei darauf hingewiesen, daß nur bei dieser Unterart „Stiellängen" der unteren Fieder 1. Ordnung von > 3 cm bis 6 cm vorkommen. Die subsp. *rhodopaea* hat die größte Spreitenfläche; die Länge beträgt nämlich durchschnittlich 11,8 cm, die Breite 13,9 cm. In der Fieder- und Zipfelbreite stimmt sie mit subsp. *styriaca* überein (1,1 und 0,38 cm); sie wirkt jedoch feinfiederiger, da ihr Blatt größer ist. Weitere Durchschnittswerte:

Fiederungsgrad	3,3fach
Laubblattstiellänge	13,4 cm

[17]) Siehe S. 28.

Die 1954 von Aichele durchgeführte Vereinigung unserer Pflanze aus den Rhodopen mit der Sippe vom Velež als *P. veležensis* (Beck) Aichele & Schwegler ist ungerechtfertigt, da *P. veležensis* diploid ist (vgl. W. Zimmermann 1958) und auch sonst in den *Halleri*-Formenkreis nicht hineinpaßt.

P. Halleri subsp. *taurica* (Juz.) K. Krause (Abb. 72 auf Taf. 3).

(= *Pulsatilla taurica* Juzepczuk in Botan. material **12** (Moskau 1950) 96)

Synonymik: Siehe Juzepczuk 1950, non Aichele 1954. Die Angabe Aicheles (1954) und Aichele & Schweglers (1957) ist dahingehend zu ergänzen, daß Juzepczuk 1950 eine Diagnose gegeben hat.

Diagnose: Siehe Juzepczuk 1950.

Holotyp: Siehe Aichele & Schwegler 1957. Leider wurde auch in diesem Falle ein Holotyp ohne deutliche Blätter ausgewählt. Einen genaueren Eindruck der subsp. *taurica* gibt Abb. 72. Ob von Juzepczuk schon ein Holotyp aufgestellt wurde, konnte trotz brieflicher Anfrage nicht ermittelt werden.

Verbreitung: Siehe Kap. II.

Beschreibung: Die subsp. *taurica* ist den Westalpensippen ähnlich. Sie hat denselben niedrigen Wuchs in allen Teilen und auch einen übereinstimmenden Blattzuschnitt. In einem Merkmal jedoch unterscheidet sie sich von allen übrigen Taxa: subsp. *taurica* hat die dichteste und längste Hochblatt- und Blütenbehaarung (durchschnittlich 0,8 cm). Ihre Involukren sind in einen dichten silberweißen Pelz gehüllt, durch den man die einzelnen Hochblattzipfel kaum erkennen kann. Die Laubblätter sind zur ersten Blütezeit erst schwach entwickelt. Weitere Durchschnittswerte:

Laubblattzipfelzahl	49
Fiederungsgrad	3,3fach
Spreitenbreite	8,2 cm
Spreitenlänge	6,2 cm
Fiederbreite	0,65 cm
Zipfelbreite	0,25 cm
Laubblattstiellänge	11,0 cm
Stiellänge des unteren Fieders 1. Ordnung	0,15 cm
Unteres Internodium 1. Ordnung	1,2 cm
Unteres Internodium 2. Ordnung	0,2 cm

Bestimmungstabelle für Pulsatilla Halleri s. l. und Pulsatilla grandis[18])

A. Für die blühende Pflanze

1a. Gesamtlänge der blühenden Pflanze meist unter 10 cm, Tepalen meist kürzer als 35 mm, Hochblattlänge durchschnittlich 25 bis 30 mm, Blütenhaarlänge meist um 4 mm. Hab. Westalpen *P. Halleri* (All.) Willd. subsp. *Halleri*

---

[18]) Es wurde nur die *Pulsatilla grandis* der Westkarpaten samt südlichem Vorland berücksichtigt, da *P. grandis* ausschließlich dort mit *P. Halleri* s. l. ein gemeinsames Areal besiedelt.

Wie bereits erwähnt, sind die Variationsbreiten der einzelnen Taxa so groß,

b. Gesamtlänge der blühenden Pflanze meist um 10,5 cm, Tepalen- und Hochblatthaare sehr dicht und lang: durchschnittlich 8 mm, zuweilen bis zu 12 mm lang. Hab. Krim . . . . *P. Halleri* subsp. *taurica* (Juz.) Krause

c. Gesamtlänge der blühenden Pflanze im allgemeinen über 10 cm, Tepalen meist länger als 35 mm, Hochblattlänge durchschnittlich 35 bis 45 mm, durchschnittliche Blüten- und Hochblattbehaarung stets unter 7 mm (meist 4 bis 5 mm) 2

2a. Tepalen meist kürzer als 42 mm 3

b. Tepalen meist länger als 42 mm 4

3a. Laubblattlänge zur ersten Blütezeit meist 3 bis 6 cm, Tepalen schlank: Breiten-/Längen-Index durchschnittlich 34,2. Hab. Steiermark . . . *P. Halleri* subsp. *styriaca* (Pritzel) Zāmels

b. Laubblätter niemals zur ersten Blütezeit sichtbar, Tepalen plump: Breiten-/Längen-Index durchschnittlich 37,8. Hab. südliches Vorland der West-Karpaten . . . . . *P. grandis* Wenderoth

4a. Antheren länglich, Tepalen schlank: Breiten-/Längen-Index durchschnittlich 35,5. Hab. West-Karpaten und südliches Vorland . . . . . *P. Halleri* subsp. *slavica* (Reuss) Zāmels var. *slavica*

b. Antheren rundlich, Tepalen plump: Breiten-/Längen-Index durchschnittlich 42,2. Hab. Slowakei . . . . . *P. Halleri* subsp. *slavica* var. *Wahlenbergii* (Szontagh) Aich. & Schweg.

B. Für das Blatt

1a. Laubblattspreite meist schmaler als 10 cm 2

b. Laubblattspreite meist breiter als 10 cm 3

2a. Laubblatthaare meist um 3 mm lang, auf der Spreite relativ spärlich und nur an den Spitzen dicht; Laubblattspreite meist länger als 6 cm, Zipfelzahl im allgemeinen über 45; Stiel des unteren Fieders 1. Ordnung meist kürzer als 2 mm. Hab. Krim . . . *P. Halleri* subsp. *taurica* (Juz.) Krause

b. Laubblattbehaarung dicht und lang: 4 bis 5 mm; falls Laubblattspreite länger als 6 cm, Zipfelzahl im allgemeinen unter 45; Stiel der untersten Fieder 1. Ordnung meist länger als 2 mm. Hab. Westalpen . . . . . *P. Halleri* (All.) Willd. subsp. *Halleri*

3a. 2. Internodium 1. Ordnung in der Regel vorhanden, Fieder[19]) meist schmaler als 15 mm 4

b. 2. Intenodium 1. Ordnung fehlt meist, Fieder im allgemeinen breiter als 15 mm. Hab. Slowakei . . . . . *P. Halleri* subsp. *slavica* var. *Wahlenbergii* (Szontagh) Aich. & Schweg.

4a. Laubblattzipfelzahl meist unter 65, unterstes Internodium 1. Ordnung meist kürzer als 4 cm 5

b. Laubblattzipfelzahl meist über 65, unterstes Internodium 1. Ordnung meist länger als 4 cm, Fiederbreite (6—) 11 (—24) mm. Hab. Rhodope-Gebirge *P. Halleri* subsp. *rhodopaea* (Stoj. et Stef.) Krause

c. Laubblattzipfelzahl meist über 65, Fiederbreite (1—) 3,5 (—7) mm. Hab. u. a. südl. Vorland der West-Karpaten . . . *P. grandis* Wenderoth

---

daß man fast immer Individuen finden kann, die nicht die Eigentümlichkeiten der großen Mehrzahl des betreffenden Taxons zeigen. Zum Bestimmen sind deshalb für gewöhnlich mehrere Individuen notwendig. Blüten sollen zu Beginn der Antherenreife, Blätter nur in völlig ausgewachsenem Zustande berücksichtigt werden.

Die Unterarten *macedonica* und *rhodopaea* wurden nur in die Bestimmungstabelle für Laubblätter aufgenommen.

[19]) Maximalwert am untersten Segment.

5a. Endzipfel meist schmaler als 4 mm, Stiel der untersten Fieder 1. Ordnung meist kürzer als 6 mm **6**

b. Endzipfel meist breiter als 4 mm, Stiel der untersten Fieder 1. Ordnung meist länger als 6 mm. Hab. Mazedonien . . . . . *P. Halleri* subsp. *macedonica* Krause

6a. Blattspreiten im Durchschnitt kürzer als 9 cm, meist weniger als 50 Laubblattzipfel, Fiederbreite (5—) 11 (—22) mm, Blätter relativ breit (Spreitenindex Breite : Länge = 132). Hab. Steiermark . . . . . *P. Halleri* subsp. *styriaca* (Pritzel) Zāmels

b. Blattspreiten durchschnittlich mindestens 9 cm lang, meist mehr als 50 Laubblattzipfel, Fiederbreite (5—) 10 (—15) mm, Blätter relativ schmal (Spreitenindex Breite : Länge = 119). Hab. Westkarpaten und südliches Vorland . *P. Halleri* subsp. *slavica* (Reuss) Zāmels var. *slavica*

VI. Taxa excludenda

1. *Pulsatilla veležensis* (Beck) Aich. & Schwegl. in Fedde Rep. **60,** 1—3 (1957) 186 pro parte.

Nach vorläufigen Untersuchungen W. Zimmermanns aus diesem Jahre (mündl. Mitt.) ist die Pflanze vom Velež, also *P. veležensis* Beck 1916, diploid und gehört auch nach ihrem Habitus in den *P. Halleri*-Formenkreis nicht hinein. Eine weitere Verwandtschaft ist allerdings nicht ausgeschlossen (siehe Kap. VIII). Die diesem Taxon *„veležensis"* von Aichele & Schwegler 1957 eingegliederte *Pulsatilla* des Rhodope-Gebirges wird dagegen als Unterart der *Puls. Halleri* aufgefaßt (siehe S. 36 und 44).

2. *Pulsatilla Hackelii* Pohl in Tent. Fl. Bohem. II (1815) 213.

Dieser Bastard wurde immer wieder auf falsche Taxa bezogen, obwohl der Autor schon 1815 a. a. O. schreibt: „Diese Art entstand aus der Vermischung der *A. pratensis* mit der *A. patens,* mit welcher sie gemeinschaftlich wächst." Eine gewisse Übereinstimmung der *Hackelii*-Blätter mit denen des Formenkreises *Halleri* besteht zwar, doch handelt es sich nur um eine Konvergenzerscheinung. Die Blätter der *Hackelii* sind allerdings heterogener, da sie oft dem einen oder anderen Elternteil gleichen. Der Bastard bringt anscheinend keine keimfähigen Samen hervor. *P. Hackelii* ist auch als Herbarbeleg an der intensiven Dunkelfärbung der Blüte stets leicht zu identifizieren. Dieser Bastard wurde auf unseren Versuchsfeldern hergestellt; seine Übereinstimmung mit der Leitmeritzer Pflanze konnte erwiesen werden. Er ist — wie seine Eltern — diploid.

3. *Anemone Halleri* var. *polyscapa* Beauverd in Bull. Soc. Genève 8 (1916) 173 (= *P. polyscapa* Beauv. l. c. **10** (1918) 293.

Auch *P. polyscapa* entwickelt konvergente Formen zu *P. Halleri* s. l. und wird daher irrigerweise immer wieder dem *Halleri*-Formenkreis eingegliedert. Aber schon 1918 hat der Autor, Beauverd, seine Ansicht revidiert, ohne allerdings zu einem klaren Entschluß einer neuen Zuordnung

zu kommen. Immerhin betonte er die große Übereinstimmung mit *A. Bolzanensis* Gürke 1903, dem Bastard *montana* × *vernalis*. Die Besonderheit dieser Form beruht auf der außerordentlichen Verbreiterung der Laubblattscheiden (Abb. 73), die außerdem fast kahl sind. Der auf unserem Versuchsfeld erzeugte Bastard *montana* × *vernalis* weist die gleichen Eigentümlichkeiten auf wie Beauverds *P. polyscapa*, und so besteht unsererseits kein Zweifel an der Identität. Auf das Merkmal der vielen Blütenschäfte ist m. E. kein Wert zu legen, da es bei zahlreichen Pulsatillen der verschiedensten Taxa schon beobachtet wurde.

4. *P. refulgens* Beauv. in Bull. Soc. Bot. Genève **9** (1917) 127 (= *A. spuria* Beauv. in Bull. Soc. Bot. Genève **8** (1916) 174, non Camus 1898) = *P. Halleri* var. *polyscapa* × *P. vernalis* Beauv. (l. c. 1916)
und
5. *P. vispensis* Beauv. l. c. (= *A. vispensis* Beauv. in Bull. Soc. Bot. Genève **8** (1916) 174 = *P. Halleri* var. *polyscapa* × *montana* Beauv. = *A. Halleri* × *montana* Beauv. l. c.)
und
6. × *P. Emiliana* (Wolf) Beauv. var. α *Finelensis* Beauv. in Bull. Soc. Bot. Genève 2, Ser. **10** (1918) 292 (= *P. Halleri* var. *vallesiaca* < *P. vernalis* Beauv. in Bull. Soc. Bot. Genève **10** (1918) 292 = *Anemone Emiliana* Wolf in Bull. Soc. Murith. **25** (1897) 76).

Für diese drei letztgenannten Taxa gilt das für *P. polyscapa* gesagte: es handelt sich wahrscheinlich um Bastarde zwischen *montana* und *vernalis* (bzw. umgekehrt), die einmal dem einen, andermal dem anderen Elternteil zuneigen. Da sich nach Herbarbelegen und eigenen Kreuzungsversuchen die Bastarde *montana* × *vernalis* und umgekehrt als steril erwiesen, kann man nur schwerlich mit der Möglichkeit einer Rückkreuzung dieser Formen rechnen.

Schließlich sei noch auf eine phänotypisch eigenwillige Form hingewiesen:

7. *P. Halleri* f. *coaetanea* (Christ) Beauverd in Bull. Soc. Bot. Genève **10** (1918) 288. Dieses Taxon wird für einen lusus oder status im Sinne Rothmalers (1944) gehalten. Denn das einzige gut charakterisierte Merkmal ist die gleichzeitige Entwicklung von Blüten und Blättern. Da sowohl der Holotyp als auch sämtliche Herbarbelege erst zu fortgeschrittener Jahreszeit, also im Juni oder später, eingesammelt wurden, liegen bei *P. Halleri* f. *coaetanea* lediglich Pflanzen vor, die nach dem Verklingen der Hauptblütezeit im Sommer und Herbst sog. Spätblüten hervorbringen, zu einem Zeitpunkt also, zu dem die Blätter längst entwickelt sind. Das ist völlig uncharakteristisch, denn solche Spätblüten können auf unseren Versuchsfeldern unter Vertretern vieler *Pulsatilla*-Taxa alljährlich bis in den November hinein beobachtet werden. Zahlreiche Literaturangaben weisen auf das gleiche

Phänomen bei den verschiedensten Taxa hin. (Mündl. Mitt. W. Zimmermanns: Nach Experimenten auf dem Versuchsfeld gibt es Rassen, bei denen diese Eigentümlichkeit besonders ausgeprägt ist.)

VII. Zusammenhänge der P. Halleri-Sippen

Abb. 40 gibt in großen Zügen die Zusammenhänge der *Halleri*-Taxa wieder. Wie oben schon erwähnt, heben sich vier geographische Gruppen heraus: 1. die westalpine Gruppe (subsp. *Halleri*), 2. eine mittlere nördliche Gruppe, die die Taxa aus der Steiermark und den Karpaten umfaßt (subsp. *styriaca* und *slavica*), 3. eine mittlere südliche Gruppe aus den Balkanländern (subsp. *macedonica* und *rhodopaea*) und als vierte Gruppe das Krimtaxon (subsp. *taurica*). Jede der vier Gruppen ist, was nicht besonders überrascht, in sich enger verwandt als mit den übrigen drei.

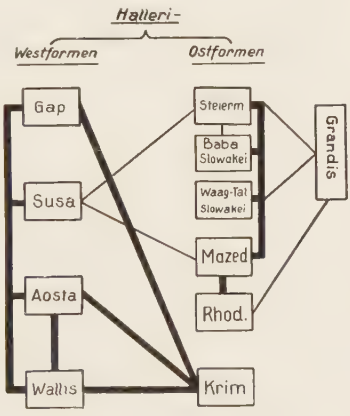

Abb. 40. Verwandtschaftliche Zusammenhänge von *Puls. Halleri* und *grandis*.

Am wenigsten homogen sind die slowakischen Formen: var. *slavica* und *Wahlenbergii;* sie bilden ein Variabilitätsmaximum. Es sind die einzigen halbisolierten Populationen und so verhindern bei der subsp. *slavica* — zumindest vorläufig noch — die Kreuzungsmöglichkeiten das Entstehen genetischer Einförmigkeit. Die Verzahnung der die Slowakei besiedelnden *P. Halleri*- und *P. grandis*-Sippen ist in Abb. 41 dargestellt. (Es wurden nur die selbst aufgesuchten Fundorte berücksichtigt.) Im Süden und Osten sind demnach noch reine *grandis*-Standorte vorhanden, im Westen überwiegt var. *slavica*, und dazwischen liegen zwei var. *Wahlenbergii*-Zentren (bei Poprad und bei Prešov = Preschau), die von Kampfzonen aller drei Taxa umgeben sind. Obwohl in diesem Gebiet möglicherweise die am frühesten entstandenen *Halleri*-Taxa siedeln, hat sich dennoch hier noch kein Gleichgewicht eingestellt. Vielleicht hat sich die Berührung erst in jüngerer Zeit ergeben. Die Variabilität i n n e r -

h a l b jeder der beiden in Kontakt kommenden Varietäten (intraspezifische Variabilität) wird ja durch die Kreuzung nicht vermindert, sondern es wird nur allmählich die Differenz z w i s c h e n den beiden Taxa (interspezifische Differenz) aufgehoben. Dieser Vorgang ist bei den Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* offensichtlich noch heute im Gange. Zu diesen Grenzbeziehungen *slavica* — *Wahlenbergii* tritt außerdem die Einkreuzungsmöglichkeit durch *P. grandis* (siehe unten).

Darüber hinaus bestehen noch weitere Zusammenhänge, deren Ursachen nicht so klar auf der Hand liegen. Folgende seien herausgegriffen:

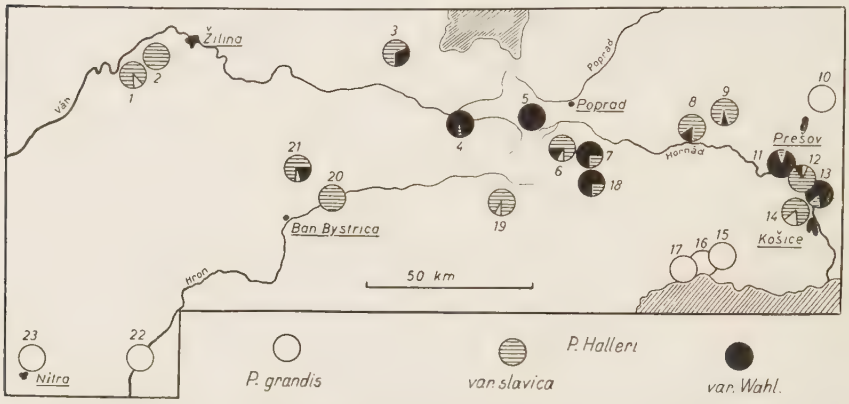

Abb. 41. Verbreitung von *P. Halleri* s. l. und *P. grandis* in der Slowakei (vgl. S. 9 ff.).

1 = Maninschlucht im Váh-Tal
2 = Bei Súľov im Váh-Tal
3 = Kvačany-Schlucht in der Choč-Gruppe
4 = Bei Kráľova Lehota im Váh-Tal
5 = Berg Baba bei Lučivná unweit Poprad
6 = Vernár-Tal im Slovenský raj
7 = Tal bei Hrabušice bei Ztratená
8 = Berg Dreveník bei Spišské Vlachy/ Wallendorf
9 = Kamenná Baba-Schlucht
10 = Bei Kapušany
11 = Bei Velká Lodina
12 = Zwischen Obyšovce und Trebejov
13 = Zwischen Trebejov und Malá Vieska
14 = Unter dem Berg Hradová nördl. Kosiče
15 = Zádiel-Plateau im Juhoslovenský kras
16 = Hügel Nagy Várad bei Zádiel
17 = Felsen oberhalb Hrušov
18 = Bei Ztratená
19 = Muráň-Plateau
20 = Felsen bei Lubietová
21 = Felsen nördlich Horný Jelenec
22 = Felsen bei SV. Beňadik im Gran-Tal
23 = Berg Zobor bei Nitra (Neutra).

a) Die Ähnlichkeit der var. *segusiana* mit subsp. *styriaca*. Hier handelt es sich wohl um ökologische Parallelanpassungen an die vertikal gleichartige Verbreitung, die bei beiden vorwiegend kollin ist.

b) Ein anderes Beispiel für die überraschende Übereinstimmung zweier geographisch weit entfernter Rassen bietet die einer steirischen Lokalrasse mit

den westalpinen Pflanzen. Es handelt sich um die Pflanzen von der Gfäller Wand bei Leoben/Steiermark (ca. 1400 m); sie besiedeln also nicht die in der Steiermark sonst bevorzugte Hügellandstufe, sondern befinden sich schon in der montanen Region. Die Pflanzen der Gfäller Wand sind dichter behaart und kleinwüchsiger als die übrigen Formen der Steiermark, und so nähern sie sich in ihrem Habitus den *Halleri*-Taxa der Westalpen. Eine Verpflanzung der steirischen Lokalrasse auf unser Tübinger Versuchsfeld — sie liegt leider erst $1^1/_2$ Jahre zurück — hat gezeigt, daß die erwähnten Eigentümlichkeiten nicht auf einer stabilisierten Genkonfiguration beruhen, sondern lediglich phänotypisch bedingt sind. (Die anderen *Halleri*-Taxa haben sich bei der Verpflanzung seit vielen Jahren als konstant erwiesen.) Man sieht an dem Beispiel der steirischen Pflanze, daß *P. Halleri* s. l. recht verschiedenartige Standorte mit ziemlich differierenden ökologischen Bedingungen zu besiedeln vermag und daß sie sich an die unterschiedlichen Standorte phänotypisch (in der Höhe z. B. durch dichteren Haarpelz) anpassen kann.

c) Es könnte erstaunlich erscheinen, daß trotz der Sonderung durch hohe Gebirgskämme die beiden westalpinen Taxa var. *cognensis* und var. *Halleri* weitgehend übereinstimmen. Vielleicht ist diese Isolierung aber gar nicht so groß, wie man aus den in der Literatur und nach Herbarien bekannten Fundorten schließen könnte. Denn möglicherweise (mündl. Mitt. von Min.-Rat Dr. E. Beisel) existiert zwischen dem Aosta-Tal und den bisher bekannten Standorten der var. *Halleri* noch ein weiterer, nämlich östlich Evolène oberhalb La Forcla (ca. 2400 m) im Val d'Hérens südlich Sion. Von da beträgt die Entfernung zu dem klassischen Zermatter Standort 25 km, zu den übrigen westalpinen 50—60 km. Bei der Zwischenschaltung hoher Gebirgskämme ist die Entfernung wohl zu groß, als daß heute noch mit einem Genaustausch zu rechnen wäre. Aber sicher ist an dieser Stelle die Arealzerstückelung relativ jung, wahrscheinlich nacheiszeitlich.

d) Als letzte überraschende Übereinstimmung sei die zwischen den Westalpensippen und der am fernsten siedelnden Unterart, nämlich subsp. *taurica*, erwähnt. Die Gleichartigkeit dieser Taxa in vielen Merkmalen ist in den Kap. IV und V schon beschrieben worden. Sie wird als Folge der völligen genetischen Isolation dieser Taxa von *P. grandis* gedeutet. Denn im Gegensatz zu den subsp. *Halleri* und *taurica* bilden die Taxa der Karpaten mit *P. grandis* einen Transitus und die steirische Unterart ist von der nächsten *P. grandis* (im Wiener Becken) nur 70 km entfernt. Bei unserer Annahme, daß das Bildungszentrum der *P. Halleri* s. l. im pannonischen Raum liegt, und daß möglicherweise in der Nähe der subsp. *macedonica* und *rhodopaea* noch unbekannte *grandis*-Sippen siedeln, kann man auch bei diesen beiden Taxa mit einem Einfluß der *P. grandis* in jüngerer Zeit rechnen. Sicherlich ist zumindest die starke Plastizität der Karpaten-*Halleri* (siehe oben) eine Folge der andauernden „introgressive hybridization" seitens *P. grandis*.

VIII. Herkunft

Die Art der Arealzerstückelung von *Pulsatilla Halleri* (Abb. 2) läßt folgende Schlüsse zu (siehe auch Widder 1934 und Zimmermann 1952): Die untersuchten Taxa sind Reliktpflanzen, denen das gegenwärtige Klima zwar die Erhaltung an besonders geeigneten Stellen gestattet, anscheinend aber nicht eine weitere Ausbreitung. Denn es gibt zahlreiche, zwischen den heutigen Standorten liegende, von *P. Halleri* s. l. unbesiedelte Gebiete, von denen man annehmen könnte, daß sie den Ansprüchen unserer Pflanze genügen. Zwar ist sie weder eurytherm noch eurytop, besiedelt aber trotzdem heute — allein im Hinblick auf die vertikale Anordnung zwischen 300 und 2600 m (Abb. 5) — so verschiedenartige Gebiete, daß man den natürlicherweise zu erwartenden Expansionsdrang vermißt. Demnach befindet sie sich nicht mehr in vollkommener ökologischer Harmonie mit ihrer Umgebung.

Einige ältere Literaturangaben, die ich leider nicht prüfen konnte, legen die Vermutung einer noch in jüngster Vergangenheit zunehmenden Arealzerstückelung nahe. So gibt Spieker (1853)[20]) *Pulsatilla* bzw. *Anemone Halleri* für die südlichen Zentralalpen („Schleern") an, also für ein Gebiet, in dem sie jetzt nicht mehr aufgefunden wird[21]).

Wenn man berücksichtigt, daß *Pulsatilla*-Früchte nicht über große Strecken transportiert werden können (vgl. Seyfried 1954) und daß Wassertransport bei der horizontalen Anordnung der Areale ganz ausscheidet, so kommen für die Überbrückung weiterer Strecken nur noch Tiere in Frage (Untersuchungen darüber sind beabsichtigt). Da jedoch die Arealzerstückelung teilweise Hunderte von Kilometern beträgt, kann man damit rechnen, daß disjunkte Verbreitung sekundär ist.

Die große Übereinstimmung der *Halleri*-Taxa spricht für ihr relativ geringes Alter; zwischen den Endgliedern der Variationsreihen in den einzelnen Disjunktionen findet man ja bisweilen fast identische Gestalten. Auch die mäßige Ausdehnung des Gesamtareals — verglichen etwa mit der weltweiten Verbreitung der *Pulsatilla patens* — gibt in dem gleichen Sinne einen Hinweis. Zwingend sind diese Schlüsse allerdings nicht, da man wohl einerseits kein Maß für die Umwandlungsgeschwindigkeit der einzelnen Taxa hat und andererseits die Möglichkeiten einer weiteren Ausbreitung zu wenig überblickt. Wahrscheinlich wurden die Wanderungen der *P. Halleri* durch die eiszeitlichen Klimaschwankungen begünstigt, da die Pflanzen durch die wechsel-

---

[20]) Ber. üb. d. österr. Lit. d. Zool., Bot. u. Paläont. 1850—53, p. 162.

[21]) Pritzel schreibt allerdings schon 1841: „Excludendae sunt: *A. Halleri* Sternb. Reise p. 61, montis Spinale Tyrolensis, et plantae istae tres, quae in herbario Ferdinandei Tyrolensi asservantur (Falgameiner Joch, Eschenlohr! — Wormser Joch, Prof. Karpe! Ellnerspitz bei Brunnek im Pusterthale, Fanny Naus!), quae omnes, bene monente Clar. Heufler, ad A. vernalem pertinent."

weise Besiedelung der Täler und der Berghänge — sie fanden immer wieder in anderen Höhen optimale Bedingungen — weite Strecken ohne Behinderung passieren konnten. Eine einmalige klimatische Änderung hätte nicht diesen Effekt, da sie ja nur veranlassen könnte, die Arealgrenzen in den Bergen hinauf- o d e r herunterzuschieben, nicht aber, sie über ganze Gebirgsstöcke hinweg auf- und abwärts zu verlagern.

Eine solche „Ur-*Halleri*", von der die heutigen Vertreter der *P. Halleri* s. l. abstammen, ist (nach Meinung aller Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, z. B. Zämels 1926, Widder 1934, Wagner 1942, Zimmermann 1952) mit *P. grandis* nahe verwandt. Ich bezweifle allerdings, daß man darum berechtigt ist, *Halleri* von einer „Ur-*grandis*" abzuleiten. Schon die sehr weite Arealausdehnung von *P. Halleri* gegenüber der engeren Verbreitung der *P. grandis* spricht dagegen. Im übrigen (vgl. Zimmermann 1958) gibt es auf der Balkanhalbinsel Vertreter, die gestaltlich sowohl *P. Halleri* als auch *P. grandis* ähneln und die auch von früheren Autoren als Glieder dieser beiden Taxa bezeichnet worden sind (z. B. *veležensis* Beck). Aber sie sind diploid. Man könnte annehmen, daß durch Polyploidisierung aus diesem diploiden Formenkreis sowohl *P. grandis* als auch *P. Halleri* parallel entstanden sind.

Mit dem Vorteil der Polyploidie und damit der Chance größerer mutativer Umbildung ausgestattet, eroberte sich *P. Halleri* weitere Gebirge. Die Krim erreichte sie über die Balkanhalbinsel und das Pontische Gebirge. Reliktstandorte werden von den geschilderten Formen in Mazedonien und den Rhodopen besiedelt. Für Kleinasien (Bithynischer Olymp = Ulu Dagh) wird eine *P. vulgaris* angegeben, was aber noch nicht geprüft werden konnte. Vielleicht stammt diese Pflanze auch aus der *Halleri*-Gruppe. Zu den Westalpen führte ein Weg am Alpensüdrand entlang.

Die gegenwärtige Verbreitung der *P. Halleri* in Gebieten, die mindestens zum Teil seinerzeit vergletschert waren, spricht für eine inter- oder postglaziale Einwanderung während einer xerothermen Periode, in der eine waldlose Steppenlandschaft eine rasche Ausbreitung förderte. Für die östlichen Taxa waren die Verhältnisse günstiger als für die der Westalpen. Denn in den Westkarpaten soll die Schneegrenze maximal nur bis 700/800 m herabgesunken sein und vom Murtal/Steiermark nimmt man an (Widder 1934), daß die Pflanzen die Eiszeit an Ort und Stelle überleben konnten, da die Enden des Mur- und Paltengletschers genügend entfernt waren. Ungünstiger stand es um die *Halleri* der Westalpen (Jerosch 1903, Widder 1934, Zimmermann 1952): sie dürfte sich bei zunehmender Eisbedeckung an den Alpensüdrand geflüchtet haben, einzelne Formen (var. *Halleri*) ins Rhône-Tal. In der postglazialen Birken- bis Haselzeit konnte eine erneute Eroberung und eine weitere Ausbreitung im alpinen Gebiet erfolgen. Vielleicht wurde das Areal durch nachfolgende feuchtere Perioden nochmals zerstückelt. Schließlich machte sich dann noch die Isolation als Evolutionsfaktor geltend.

IX. Zur Genetik der P.-Halleri-Merkmale

a) Korrelationen zwischen Merkmalen der Taxa

Beim Vergleich der Durchschnittswerte einzelner Taxonmerkmale[22]) haben sich folgende graphisch dargestellte Korrelationen ergeben (Abb. 42 bis 50):

1. Breite von Tepalen und Antheren,
2. Länge von Tepalen, Antheren und Karpellen,
3. Breite von Tepalen, Involukralzipfeln und Laubblättern,
4. Länge von Tepalen, Involukren und Laubblättern,
5. Anzahl von Hochblatt- und Laubblattzipfeln,
6. Laubblattzipfelbreite und -zahl,
7. Länge von Blütenstengeln und Blattstielen,
8. Stiel- und Schaftlänge während der Blüte- und Fruchtzeit,
9. Hochblatt- und Laubblattzipfelzahl und -breite sowie Blütenbehaarung.

Diese Zusammenstellung umfaßt nicht nur die zufällig gefundenen Korrelationen, sondern sagt zugleich aus, daß innerhalb des untersuchten Formenkreises sonst keine genetischen Koppelungen festgestellt werden konnten. Es wurden viele weitere Kombinationen erprobt, die nicht erwähnten aber alle mit negativem Ergebnis.

Die die Längen- und Breitenkorrelationen in der Blütenregion widerspiegelnden Abb. 42 und 43 sprechen für sich selbst. Die Homologie dieser Organe ließ das vorliegende Ergebnis erwarten. (Einige *Halleri* s. l.-Taxa wurden bei dieser Darstellung nicht berücksichtigt, weil die Antheren dieser Blütensendungen sich nicht mehr in dem wünschenswert frischen Zustand befanden.)

Die Korrelationen der Tepalen-, Hochblatt- und Laubblattspreitenbreite und -länge (Abb. 44 und 45) sind weniger vollkommen, aber dennoch deutlich ausgeprägt. Vor allem fügt sich die Hochblattzipfelbreite nicht so willig ein, doch handelt es sich hierbei überhaupt um ein recht schwach ausgeprägtes Merkmal, umfassen die Schwankungen der schlanken Hochblattzipfel doch lediglich etwa einen Millimeter. Sonst verursacht im Breitenmerkmal var. *slavica* die einzige Korrelationsdurchbrechung, denn sie hat — etwa im Vergleich zu *styriaca* — breitere Kronblätter, aber schmalere Laubblätter. In der Länge sind die Korrelationen aller drei Partner vollkommen (von geringfügigen Abweichungen wie dem Kurvenabfall in der Laubblattspreitenlänge von var. *Wahlenbergii* abgesehen).

Die Zusammenhänge der Hochblatt- mit der Laubblattzipfelzahl (Abb. 46) sind nur schwach ausgeprägt. Sie sind insbesondere durch die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* gestört, deren Zipfelzahl am Involukrum mit

---

[22]) Hierbei wurde *Pulsatilla grandis* aus der Umgebung Budapests berücksichtigt.

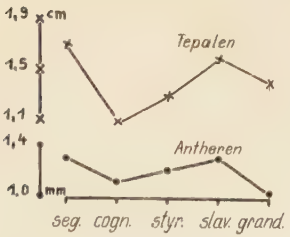

Abb. 42. Korrelation: Tepalen-/Antherenbreite (Durchschnitt).

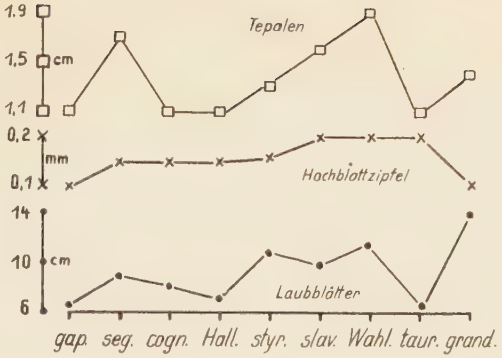

Abb. 44. Korrelation: Tepalen-/Hochblattzipfel- und Laubblattbreite (Durchschnitt).

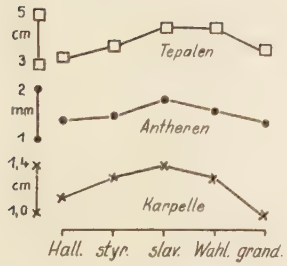

Abb. 43. Korrelation: Tepalen-/Antheren-/Karpell-Länge (Durchschnitt).

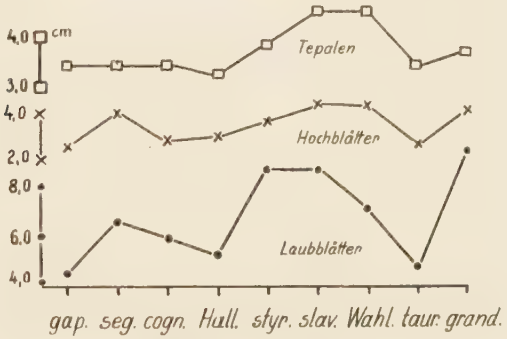

Abb. 45. Korrelation: Tepalen-/Hochblatt- und Laubblattspreitenlänge (Durchschnitt).

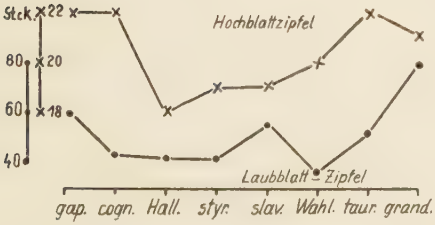

Abb. 46. Korrelation: Hochblatt-/Laubblattzipfelzahl (Durchschnitt).

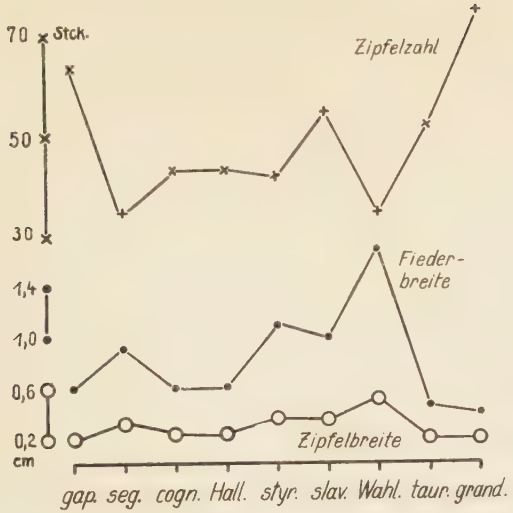

Abb. 47. Korrelation: Zipfelzahl, Fieder- und Zipfelbreite der Laubblätter (Durchschnitt).

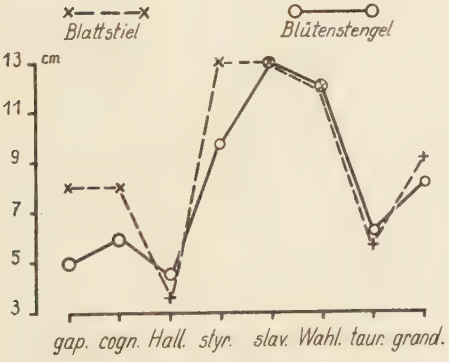

Abb. 48. Korrelation: Laubblattstiel/ Blütenstengel (Durchschnitt).

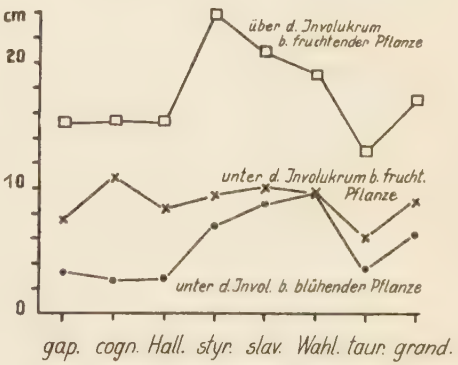

Abb. 49. Korrelation: Stengellänge unter und über dem Involukrum bei blühenden und fruchtenden Pflanzen (Durchschnitt).

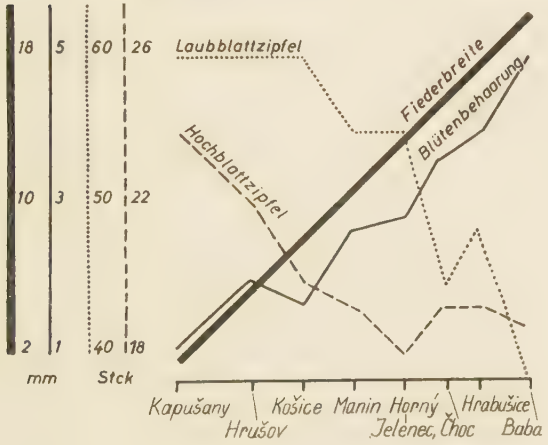

Abb. 50. Korrelationen zwischen Merkmalen slowakischer Formen (ganz links: reiner *P. grandis*-Fundort, ganz rechts: reiner *P. Halleri* var. *Wahlenbergii*-Fundort, in der Mitte: reiner *P. Halleri* var. *slavica*-Fundort, dazwischen Mischzonen) (vgl. den Text, Abb. 41 sowie S. 49 f.).

der der Laubblätter nicht Schritt hält. Die Konstanz der Hochblattzipfelzahlen erklärt sich durch die bei allen Taxa gleichen ökologischen Anforderungen (Schutzfunktion).

Enger sind die Korrelationen zwischen der Laubblattzipfelzahl und der Fieder- bzw. Zipfelbreite (Abb. 47). Das leuchtet ohne weiteres ein, da das flächig gestaltete Blatt aus Raumgründen stets eine Vermehrung der Zipfelzahl mit einer Reduktion der Zipfelbreite verbinden muß. So erklärt sich auch das Defizit an Laubblattzipfeln bei der Varietät *Wahlenbergii* in der vorgenannten Korrelation.

Erstaunlicher ist der enge Zusammenhang zwischen der Länge der Blattstiele und der Blütenstengel (= Stiel + Schaft). Da zeigt sich erneut (Abb. 48), daß sich ein gewisser Längenintensitätsfaktor bei allen Organen der *Pulsatilla* bemerkbar macht.

Bei der Korrelation der Stengellängen über und unter dem Involukrum während und nach der Blüte (Abb. 49) fällt 1. die außergewöhnliche Länge des Schaftes bei den fruchtenden Pflanzen aus dem Aosta-Tal auf und 2. die bedeutende Stiellänge der fruchtenden steiermärkischen Form; die „Gruppe 2" (subsp. *styriaca* und *slavica*) zeichnet sich durch große Mannigfaltigkeit aus (siehe auch Kap. VII). Am niedrigsten bleibt die fruchtende taurische Pflanze.

Im letzten diesbezüglichen Diagramm (Abb. 50) sind die Zusammenhänge zwischen der Laubblatt- und Hochblattzipfelzahl sowie der Laubblattfiederbreite und der Blütenbehaarung dargestellt. Dieser Zeichnung liegen auf engem Raum in der Slowakei lebende Taxa zugrunde: *P. grandis* und die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii*. Es wurden 8 Populationen untersucht und in der Reihenfolge der zunehmenden durchschnittlichen Fiederbreite von links nach rechts angeordnet. Die erste Sippe ist eine reine *P. grandis*, die Andesitfelsen in der Nähe von Kapušany bei Prešow (Preschau/Hornadtal) in 450 m Höhe besiedelt. Das andere Extrem bilden typische *Wahlenbergii*-Pflanzen, die am locus classicus, am Berge Baba bei Lučvina unweit Poprad/Zips in 780 m Höhe eingesammelt wurden. Die sechs dazwischen liegenden Populationen zeigen gemischte Merkmale von *P. grandis* über var. *slavica* bis zu var. *Wahlenbergii*. Alle vier Merkmale sind bei den untersuchten Formen eng korreliert, obwohl in diesem Gebiet sämtliche Kreuzungskombinationen zu erwarten wären. Trotzdem würden sich wahrscheinlich auch noch die kleinen Schwankungen ausgleichen, wenn der Untersuchung noch reicheres Material zugrunde läge (es wurden in diesem Falle pro Fundort 40 bis 50 Pflanzen untersucht).

b) Individuelle Korrelationen

Vergleichende Untersuchungen erwiesen, daß die Korrelationen zwischen Merkmalen der Taxa in weiteren Grenzen konform gehen mit den korrelierenden Eigenschaften innerhalb der Einzelpflanzen. Das wird besonders deutlich bei der Zusammenfassung zu kleinen Gruppen, wie sie im rechten Teil der Diagramme (Abb. 51—55) vorgenommen wurde. Bei den losen Korrelationen

wurden ca. 10 Individuen in der rechten Darstellung zusammengefaßt; bei den engen Korrelationen (Länge der einzelnen Blütenorgane) genügte sogar eine Raffung von je vier Einzelpflanzen. Es sind nicht, wie bisher, Populationen natürlicher Standorte untersucht worden, sondern auf dem Versuchsfeld hergestellte Kreuzungen; denn bei einer F_2 pflegt, falls die Eltern genügend differieren, eine größere Merkmalsamplitude vorhanden zu sein als bei einem einheitlichen Taxon. Leider liegt für diese Messungen noch zu wenig Material vor, und sie sollen deshalb nur als anregende Betrachtungen verstanden sein.

Abb. 51 gibt die Tepalen- und Antherenbreite einer F_2 von subsp. *styriaca* × *P. amoena* wieder. Diese Formen sind zwar beide tetraploid, stehen sich aber genetisch relativ fern. Es korrelieren in diesem Falle nur die Endglieder der Reihen miteinander. Die dazwischen liegenden Pflanzen (über 90 %) bilden die beiden Merkmale der Blüten- und Staubblattbreite in völliger Unabhängigkeit voneinander aus. Eine enge Korrelation ließe keine, oder nur wenige, Ausnahmen zu.

Näher stehen sich die beiden Taxa *P. grandis* und var. *slavica*, deren Karpell-, Antheren- und Tepalenlängen korrelativ untersucht wurden (Abb. 52). Bei ihnen erstreckt sich die Korrelation nicht nur auf die Extreme, sondern ist schon durchgängig bei einer Zusammenfassung von je vier Einzelwerten offensichtlich.

Ähnliche Zusammenhänge verbinden die Länge der Hochblätter mit der der Tepalen (Abb. 53). Es wurde eine F_2 von den sich genetisch überaus nahestehenden var. *slavica* × subsp. *styriaca* verglichen. Diesmal war zum Aufdecken der morphologischen Korrelationen eine Zusammenfassung von je fünf Individuen erforderlich.

Die F_2-Generation von *P. grandis* × *P. Halleri* subsp. *styriaca* korreliert ähnlich intensiv in den Merkmalen der Laubblattzipfelzahl und der Fiederbreite (Abb. 54). Da sich die beiden Ausgangssippen in diesen Eigenschaften stark unterscheiden, scheint ein abhängiger Erbgang nachweisbar zu sein.

Schließlich wurde noch eine subsp. *styriaca* vom natürlichen Standort (Pfaffenkogel nördlich Graz) in bezug auf die Länge der Laubblattspreite und der Blattstiele untersucht (Abb. 55). Die Schwankungen sind in diesen Merkmalen recht groß; dennoch sind korrelative Beziehungen einigermaßen offensichtlich.

Den Erbcharakter der unterschiedenen Taxa kennzeichnet jedenfalls recht deutlich eine ganze Reihe von Korrelationen. Ob es sich dabei schon um Stabilisierungserscheinungen handelt, ist beim heutigen Stand der Untersuchungen nicht festzustellen. Immerhin ist eine deutliche Heterozygotie aus der erheblichen Variationsbreite der F_2 zu erschließen.

c) Ontogenetische Entwicklung einiger Korrelationen

Es ist für die Entwicklungszusammenhänge wichtig, ob die vorgenannten Korrelationen schon in den Jugendstadien vorhanden sind. Auch technisch ist

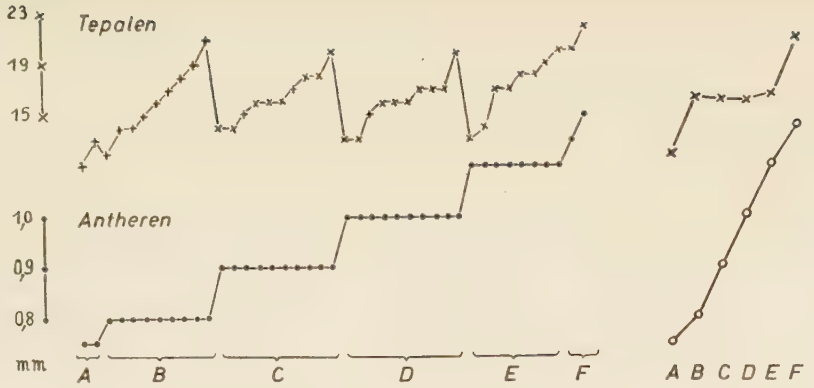

Abb. 51. Individuen-Korrelationen zwischen Tepalen- und Antherenbreite.

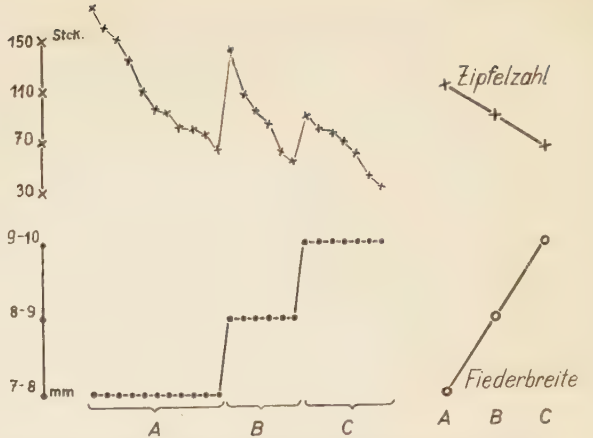

Abb. 54. Individuen-Korrelationen zwischen Laubblattzipfelzahl und -fiederbreite.

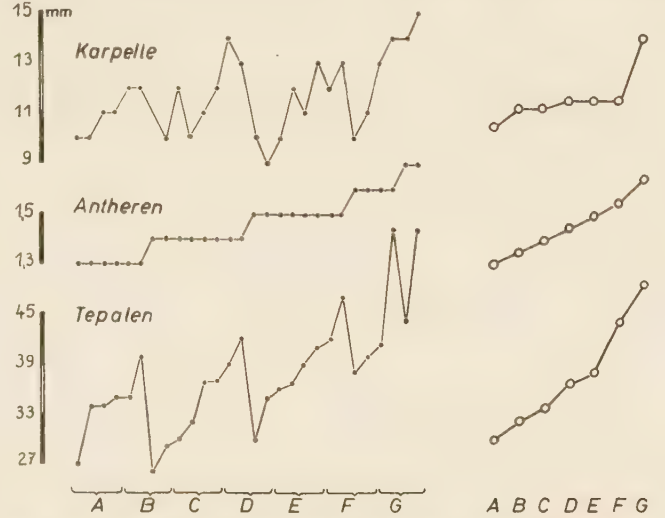

Abb. 52. Individuen-Korrelationen zwischen Karpell-, Antheren- und Tepalenlänge.

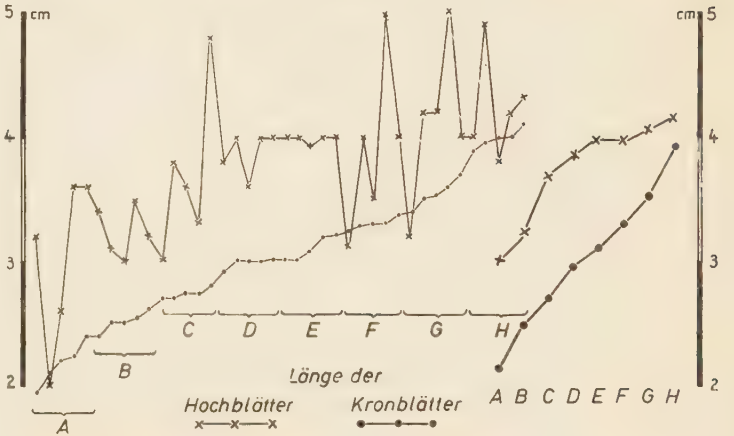

Abb. 53. Individuen-Korrelationen zwischen Blüten- und Hochblattlänge.

Zu S. 56.

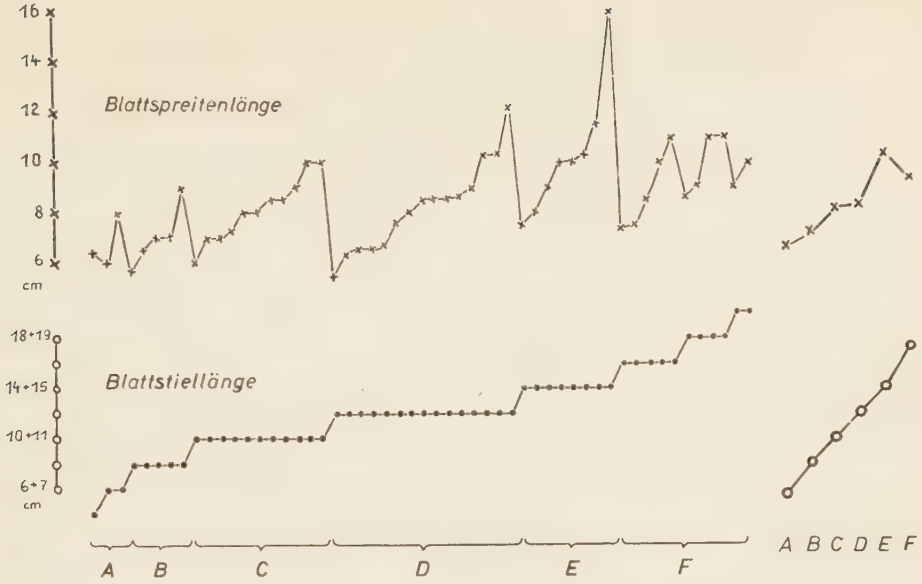

Abb. 55. Individuen-Korrelationen zwischen Laubblattspreitenlänge und Blattstiel.

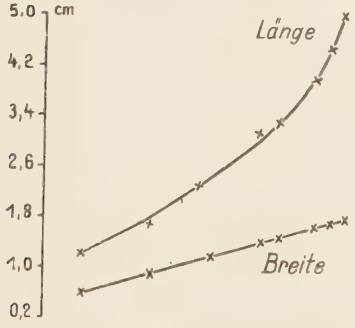

Abb. 56. Ontogenetische Entwicklung eines Blütenblattes (von subsp. *slavica*).

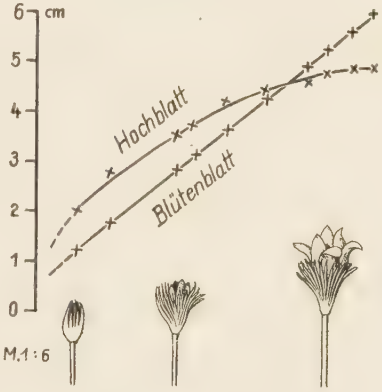

Abb. 57. Ontogenetische Entwicklung der Blüten- und Hochblattlänge.

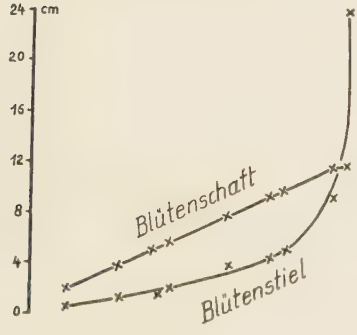

Abb. 58. Ontogenetische Entwicklung von Blütenschaft und -stiel.

diese Frage bedeutungsvoll, da von ihrer Beantwortung die Dringlichkeit abhängt, ontogenetisch gleichwertiges Material zu verwenden.

Der Breiten-/Längenindex der Tepalen verschiebt sich nach Abb. 56 schon am Anfang der ontogenetischen Entwicklung zugunsten der Länge. Nach dem Öffnen der Blüten nehmen zunächst Breite und Länge des Blütenblattes fast in gleicher Weise zu. Kurz vor dem Verblühen aber schießt das Blütenblatt nochmals in die Länge. Sein Wachstum entspricht damit dem allgemeinen Blattyp, der regelmäßig anfangs plumper ist als später. Die Tepalen kennen während ihrer kurzen Lebensdauer kein Ruhestadium (was u. a. mit dem ständigen Öffnen und Schließen der Blüten zusammenhängt).

Auch die Blüten- und Hochblattkreise entwickeln sich in verschiedenen Geschwindigkeiten (Abb. 57). Zunächst ist das Wachstum des Involukrums wesentlich gefördert. Den Hochblättern kommt eine Schutzfunktion zu, sowohl in mechanischer Beziehung als auch einer Art Klimaanlage. (Hummel (1947) stellte fest, daß die Knospentemperatur bei einer Außentemperatur von — 19° C auf — 10,9° C ansteigt und daß sie bei warmem Wetter niedriger sein kann als die der Umgebung.) Denn das Involukrum hüllt die Knospe vollständig ein und umschließt auch noch den unteren Teil der sich öffnenden Blüte. Sind die Blüten vollständig offen, so stellt es sein Wachstum schon zu einem Zeitpunkt ein, zu dem die Tepalen sich noch verlängern.

Auch das Wachstum des Stengels unter und über dem Involukrum vollzieht sich nicht in gleichmäßiger Geschwindigkeit (Abb. 58). Der Stiel (pedunculus) beginnt sich erst zu strecken, wenn der Schaft (scapus) das Involukrum schon etliche Zentimeter über den Erdboden emporgehoben hat. Hat der Schaft aber sein Wachstum bereits eingestellt, so gewinnt der Blütenstiel erst seine größte Länge, nämlich während der Fruchtreifung. In den einzelnen Taxa ist dieses Merkmal in spezifischer Weise ausgebildet. Der Abbildung liegt eine Gartenform von var. *slavica* zugrunde, aber das Prinzip ist bei allen Pulsatillen gleich.

d) Vererbungsversuche

Das allgemeine Faktum, daß es sich bei den Unterschieden der Taxa um erbliche Differenzen handelt, ergibt sich aus der folgenden Darstellung so eindeutig, daß hier zunächst nur auf die Abbildungen verwiesen zu werden braucht. Auch wenn sich die P-Generationen nur geringfügig unterscheiden, treten diese Unterschiede in den F_1- und F_2-Generationen deutlich hervor.

Da die meisten Taxa des Formenkreises *Pulsatilla Halleri* s. l. stark variieren und weitgehend transgredieren, die Formenkreise also ziemlich kontinuierlich miteinander verschmelzen, sind die Analysen des Erbganges jedoch sehr schwierig. Außerdem standen wegen der langsamen Entwicklung von *Pulsatilla* (4 Jahre für die Erzeugung einer F_2-Generation) bei den Untersuchungen nur die bereits vorhandenen Kreuzungen zur Verfügung. So sollen hier vorläufig einige Einzelbeobachtungen mitgeteilt werden. Den Abbildungen liegen F_2-Generationen von 65 bis 180 Individuen zugrunde.

1. Blütenbereich

Es wurde die Tepalenlänge und -breite einer Kreuzung von var. *slavica* ♀ (Zilina/Slowakei) mit einer subsp. *styriaca* ♂ (Peggauer Wand/Murtal) untersucht (Abb. 59). Die Eltern unterscheiden sich in diesen beiden Merkmalen kaum; die Blütenblätter der Mutterpflanze sind 4 mm länger und 2 mm

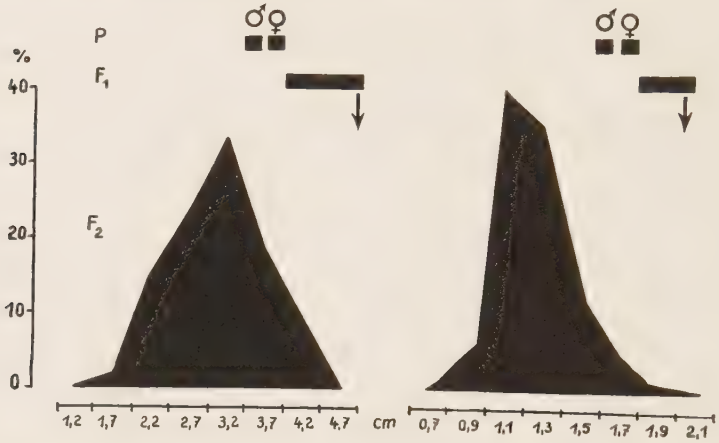

Abb. 59. Tepalenlänge und -breite einer *P. Halleri* var. *slavica* ♀ × subsp. *styriaca* ♂.

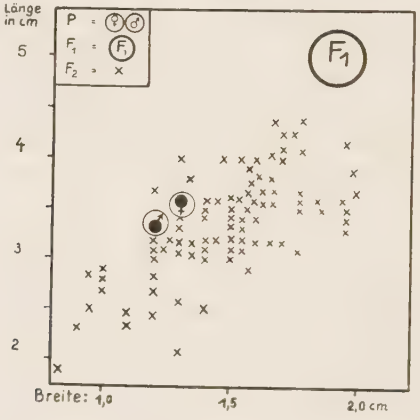

Abb. 60. Tepalenlänge und -breite einer *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♀ × *P. vulgaris* ♂.

breiter als die der väterlichen. Die F_1-Generation überragt in sämtlichen Individuen die Elternpflanzen, und zwar in der Länge um 3 bis 12 mm, in der Breite um 1 bis 4 mm. Es liegt das typische Luxurieren von Bastarden vor als Zeichen für starke Differenzen zwischen den Ausgangssippen. Die F_2-Generation entstammt der Selbstung der mit den größ-

ten Tepalen ausgestatteten F_1-Pflanze (siehe Pfeil Abb. 59). Das macht sich jedoch nur bei wenigen F_2-Individuen bemerkbar, denn die meisten F_2-Pflanzen sind mit etwas kürzeren und wesentlich schmaleren Blütenblättern ausgestattet. Der Breiten-/Längenindex ist verschoben worden: die Tepalen haben sich verschmälert. (Nach ZIMMERMANN ist das die Folge einer schwachen Selbststerilität.)

Der Abb. 60 liegen dieselben Merkmale zugrunde, aber von einer anderen Kreuzung: als Mutter wurde eine Selbstung der gleichen subsp. *styriaca* verwendet, als Vater eine ebenfalls tetraploide *P. vulgaris* aus dem Botanischen Garten Sofia. Die beiden P-Pflanzen stehen sich in den Tepalenwerten sehr nahe. In der F_1 ist diese Kreuzung der vorigen recht ähnlich: es zeigt sich wieder ein Luxurieren, diesmal aber in noch viel stärkerem Maße. Damit kommt zum Ausdruck, daß sich die beiden Ausgangssippen genetisch relativ fern-

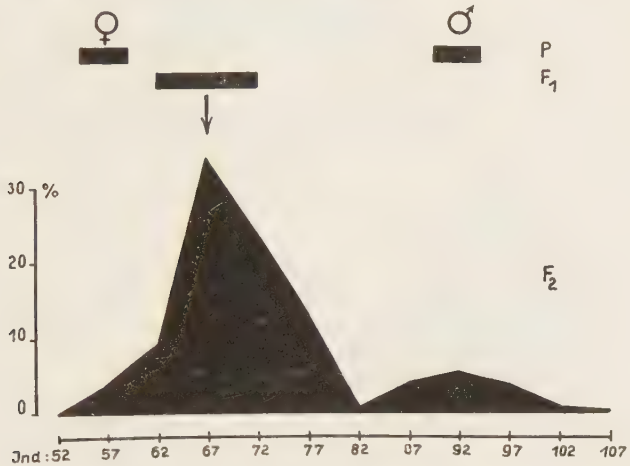

Abb. 61. Antherenindex einer *P. Halleri* subsp. *rhodopaea* ♀ × *P. grandis* ♂.

stehen. In der F_2-Generation gleicht diese Kreuzung aber nicht mehr der vorigen, denn diesmal haben die Tepalen der F_2 an Breite zugenommen und gewannen somit die Breitenmaße der Blütenblätter der Eltern von P ♀ zurück. Die F_1-Generation wird von der F_2 in keinem Merkmal erreicht: im Längenmerkmal scharen sich die F_2-Individuen im wesentlichen um die P-Rassen und in der Breite liegen sie zwischen P und F_1. Klarere Resultate wären zu erwarten, wenn die P-Generation ausgeprägtere Merkmalsdifferenzen aufwiese.

Günstiger verhält sich in dieser Beziehung der Antherenindex einer Kreuzung subsp. *rhodopaea* ♀ aus dem Botan. Garten Sofia (mit Fremdeinkreuzung muß man bei allen Gartenformen rechnen) und einer *P. grandis* ♂ aus der Umgebung Budapests (Abb. 61). Denn hier unterscheiden sich die Eltern in dem beobachteten Merkmal wesentlich: die Antheren der mütterlichen

Pflanze sind 31 % schmaler als die der Vaterpflanze. Bei der F_1 liegt intermediäre Vererbung vor mit schwacher Metroklinie. Da es sich hier um relative Werte handelt, tritt ein Luxurieren in der F_1 nicht auf. Die F_2 setzt sich aus 76 Individuen zusammen; sie ordnen sich zu einer zwei- (oder mehr-)gipfeligen Kurve in dem Verhältnis 64 zu 12 (= 16 : 3). Das läßt auf die Wirkung mehrerer Gene schließen, doch muß man sich mit Vermutungen begnügen, solange kein umfangreicheres Zahlenmaterial vorliegt.

2. Laubblattbereich

Subsp. *styriaca* ♀ (Peggau) × *P. amoena* ♂ (Cote d'Ore) zeigt im Merkmal der Laubblattzipfelzahl das schon oben besprochene Luxurieren der F_1 und bei der F_2 eine intermediäre Merkmalsverteilung mit Transgressionen nach beiden Seiten (Abb. 62). Es liegt eine fließende Modifikabilität vor. (Die F_2 besteht aus 90 Exemplaren.)

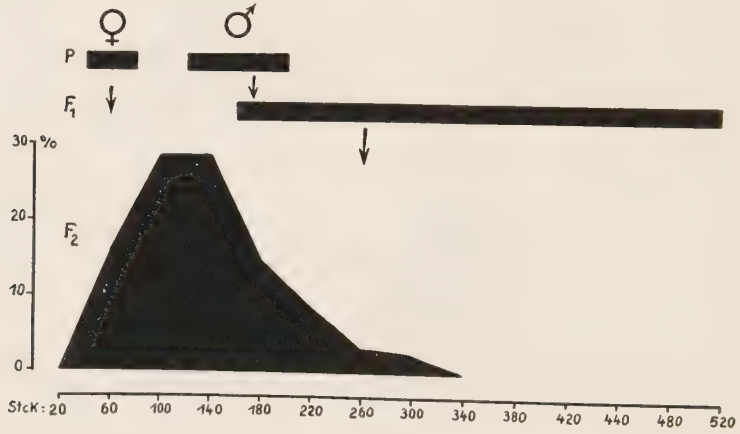

Abb. 62. Laubblattzipfelzahl einer *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♀ × *P. amoena* ♂.

Eine zweigipfelige Kurve ergibt das gleiche Merkmal bei einer *P. germanica* ♀ × subsp. *styriaca* ♂-Kreuzung (Abb. 63). Die Mutterpflanze ist von Greding/Ostbayern; sie entstammt einer in der Laubblattzipfelzahl sehr variablen Population. Schon die Geschwisterpflanzen der beiden P-Pflanzen überschneiden sich in der fraglichen Eigenschaft. Da die F_2 wiederum nur aus 76 Individuen besteht, mußte leider von einer weiteren Auswertung abgesehen werden.

Sowohl bei Kreuzungen verschiedenartiger Taxa als auch bei deren Selbstungen ist als besonderes Phänomen eine Vermehrung der Laubblattzipfel zu beobachten. Dabei werden die Zipfel schmaler als die der Ausgangsrassen: die schon oben besprochene negative Korrelation zwischen Zipfelzahl und -breite tritt auch hier auf. Diese vermehrte Zipfelanzahl hat auch G. Mack (mündl. Mitt.) bei Pulsatillen beobachtet, die einer Dauerbelichtung ausgesetzt

waren. In beiden Fällen, also bei genetischer Neukombination wie bei unnatürlicher Belichtung scheint der Hemmungsfaktor eliminiert zu sein, der im Normalfall am Vegetationspunkt zur üblichen Zeit die weitere Ausgliederung

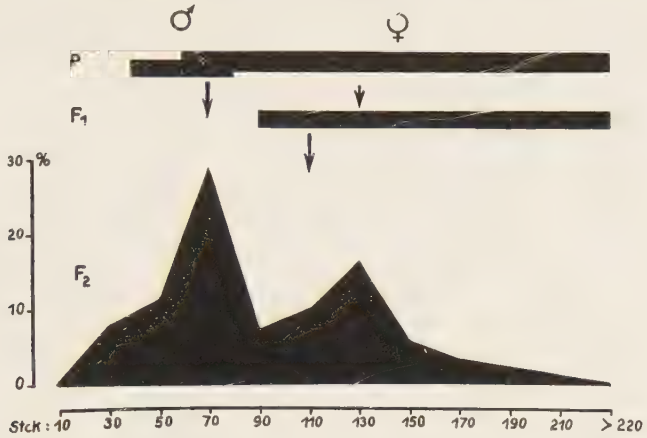

Abb. 63. Laubblattzipfelzahl einer *P. germanica* ♀ × *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♂.

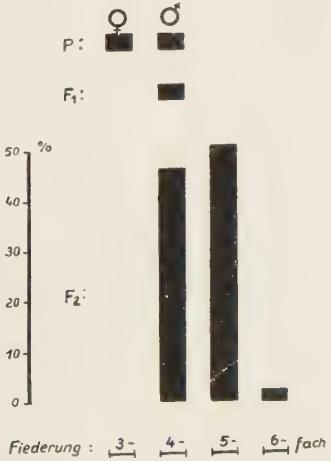

Abb. 64. Fiederungsgrad einer *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♀ × *P. vulgaris* ♂.

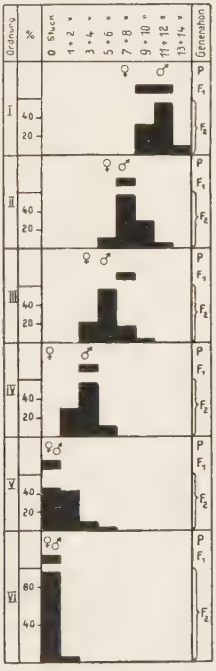

Abb. 65. Fiederanzahl einer *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♀ × *P. vulgaris* ♂.

von Blattfiedern verhindert. Die Laubblätter der Folgegenerationen ferner Kreuzungen sind also anomal gestaltet.

Mit dieser Erscheinung der Zipfelvermehrung beschäftigen sich die Abb. 64 und 65, denen dieselbe Kreuzung subsp. *styriaca* × *P. vulgaris* zugrunde liegt wie der Abb. 60. Die F_2 umfaßt 136 Exemplare. Für den Fiederungs g r a d (Abb. 64) lauten die Ergebnisse:

P ist 3- und 4fach gefiedert,
F_1 ist nur 4fach gefiedert und
F_2 ist 4fach (46 %) sowie 5- und 6fach (54 %) gefiedert. In der
F_2 erscheint also das P ♀-Merkmal überhaupt nicht, und das von
P ♂ nicht einmal bei der Hälfte der Individuen.

Die Mehrzahl der F_2 ist also intensiver gefiedert als die Ausgangsrassen.

Auch die Fieder a n z a h l (Abb. 65) hat sich bei den Folgegenerationen in sämtlichen Ordnungen stark vermehrt. Schon bei den Fiedern 1. Ordnung — die mütterliche Pflanze hat 7 bis 8 Stück — tritt unter der F_1 und den

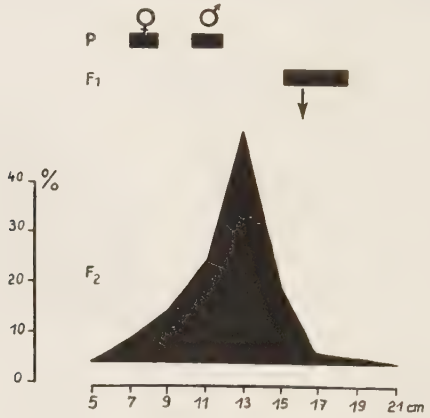

Abb. 66. Spreitenbreite einer *P. Halleri* subsp. *styriaca* ♀ × *P. amoena* ♂.

136 Exemplaren der F_2 das Merkmal des schwächer gefiederten Elternteils gar nicht mehr auf, dafür aber als völlig neue Eigentümlichkeit eine Fiederanzahl von 13 und 14. Diese Merkwürdigkeit ist auch bei allen weiteren Ordnungen vorhanden: die mütterliche, niedrigere Fiederanzahl tritt bei den nachfolgenden Generationen gar nicht oder nur spärlich auf; die väterliche, höhere Fiederanzahl wird von 10 bis 50 % der F_2-Individuen überschritten.

Mit der vermehrten Fiederanzahl geht eine Spreitenvergrößerung einher (Abb. 66). F_1 luxuriert sehr deutlich und auch in der F_2 übertrifft die Mehrzahl der Individuen die P-Generation. Die Neukombination von Genen — in diesem Fall recht fernstehender Rassen (wie bei Abb. 62) — wirkt auf die Pflanzenentwicklung belebend.

Schließlich wurde noch die Laubblattfiederbreite einer ssp. *slavica* ♀ × subsp. *styriaca* ♂ bereits erwähnter Abstammung untersucht (Abb. 67). Die F_1 zeigt intermediäre Vererbung mit starker Patroklinie. Für die Beteiligung mehrerer Faktoren an der Ausbildung der Laubblattfiederbreite spricht die mehrgipfelige F_2-Kurve, an der sich auch eine Dominanz des väterlichen Merkmals, nämlich der geringeren Fiederbreite, erweist. Wieder strebt die F_2-Generation eine verstärkte Feingliederigkeit ihrer Laubblattsegmente an, und damit ist die Vermehrung der Zipfelanzahl korrelativ verbunden (siehe oben).

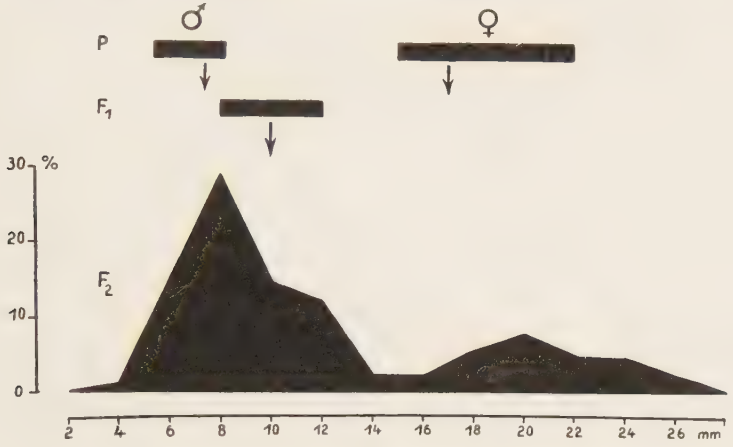

Abb. 67. Laubblattfiederbreite einer *P. Halleri* ssp. *slavica* ♀ × subsp. *styriaca* ♂.

Da nur 67 Individuen in der Enkelgeneration vorliegen, wurde von einer zahlenmäßigen Auswertung auch in diesem Falle abgesehen.

Abschließend sei nochmals darauf hingewiesen, daß das Luxurieren der F_1 (als Zeichen einer genetischen Verschiedenheit zweier Sippen) auch bei Taxa innerhalb des *Halleri*-Formenkreises beobachtet werden konnte.

X. Zusammenfassung

1. *Pulsatilla Halleri* (All.) Willd. wurde unter Charakterisierung der einzelnen Taxa neu gegliedert (Überblick siehe S. 36). Es wurde ein Bestimmungsschlüssel (S. 45 f.) aufgestellt und eine tabellarische Zusammenfassung der wichtigen Merkmale (Durchschnitts- und Extremwerte) (S. 34 f.) gegeben.
2. Neue Taxa: *P. Halleri* subsp. *macedonica* und *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *cognensis;* zwei weitere Taxa, die bisher nicht gültig veröffentlicht waren und mit Diagnosen versehen wurden: *P. Halleri* subsp. *rhodopaea* und *P. Halleri* subsp. *Halleri* var. *gapensis.*
3. Sämtliche bekannten Fundorte wurden kritisch geprüft und vergleichend ökologisch und soziologisch bearbeitet. Dabei wurde eine Reihe von Fund-

orten in den Westalpen, Karpaten und der Steiermark aufgesucht. Auch von den übrigen Arealen konnten bisher unveröffentlichte Notizen verwertet werden.

4. Es ergab sich eine merkwürdige Formen-„Disjunktion": die Flügeltaxa (subsp. *Halleri* in den Westalpen und subsp. *taurica* auf der Krim) sind sich gestaltlich ähnlicher als den Mittelformen, z. B. subsp. *styriaca* und *slavica*. Das wird als Folge des geographischen Kontaktes der Mittelformen mit *P. grandis* gedeutet. Da *P. Halleri* und *P. grandis* leicht miteinander kreuzbar sind, beruht die Eigenart der subsp. *slavica* und *styriaca* (und in schwächerem Maße der subsp. *macedonica* und *rhodopaea*) gegenüber den anderen Taxa auf der „introgressive hybridization" durch *P. grandis*.
5. Innerhalb der subsp. *slavica* bilden die Varietäten *slavica* und *Wahlenbergii* einen nach Kárpáti als Transitus zu bezeichnenden Formenschwarm (Abb. 41).
6. Die Annahme, das Entstehungszentrum der *P. Halleri* s. l. sei der pannonisch-illyrische Raum, kann bejaht werden. Es wird auf die Begünstigung der Pflanzenwanderungen durch mehrmalige eiszeitliche Klimaschwankungen hingewiesen (siehe S. 52 f.).
7. An einigen Vererbungsversuchen wurde deutlich, daß die Unterschiede zwischen den Taxa auf erblichen Differenzen beruhen. Auf erhebliche genetische Verschiedenheiten der *P. Halleri*-Formen weist insbesondere das Luxurieren der F_1 hin, das bei Kreuzungen zwischen *Halleri*-Taxa beobachtet wurde.
8. Bei genetischen Versuchen ergab sich eine Reihe von Korrelationen (siehe S. 54 ff.).

XI. Literaturverzeichnis

Aichele, D.: Die Taxonomie der Gattung *Pulsatilla* Sect. *Pulsatilla* DC. — Diss. Tübingen 1954.

Aichele, D., & Schwegler, H.-W.: Taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. — Fedde Rep. **60** (1957) 1—3.

Allioni, K.: Auctarium ad synopsim methodicam stirpium Horti regii Taurinensis (Misc. taur. tom V). — Mel. de Phil. et de Math. de la Soc. Roy. Turin (1770/73) 53.

— Flora pedemontana. Turin 1785.

Anderson, E.: Introgressive hybridization. New York/London 1949.

Anderson, E., & Stebbins, G. L. jr.: Hybridization as an evolutionary stimulus. — Evolution **8** (1954) 378.

Ascherson, P., & Engler, A., u. a.: Eine Karpathenreise. Berlin 1866.

Ascherson, P., & Graebner, P.: Synopsis der mitteleuropäischen Flora **5**, 3 (1935).

Beauverd, G.: Notes sur les Pulsatilles du Valais. — Bull. Soc. Bot. Genève **7—9** (1916/17) 173 u. 126.

— Excursions phytogeographiques aux environs de Viège et de Zermatt. — L. c. **10** (1918) 259.

— Sur la Variabilité et le Polymorphisme Foliaire des Pulsatilles. — L. c. **11** (1919) 141.

Beauverd, G.: Sur la flore vasculaire des environs de Modane, de Bardonnèche et de Suze. — L. c. **13** (1921) 141.
— Documents systématiques relatifs à la connaissance phylogénétique des genres Pulsatilla et Erythronium. — Verh. Naturf. Ges. Basel **35,** 1 (1923).
Beck v. Mannagetta, G.: Flora von Nieder-Österreich. Wien 1890/93.
— Vegetationsstudien in den Ostalpen III. — Sitzungsber. d. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **122,** 1 (1913) 631.
— Flora von Bosnien, der Herzegowina und des Sandžaks Novipazar 2, 3. — Wiss. Mitt. aus Bosnien u. d. Herzegowina **13,** Wien (1916) 185.
Bernsau, U.: Genetische Analyse bei Pulsatilla auf Grund von Art- und Unterartkreuzungen. — Diss. Tübingen 1949.
Bøscher, T. W.: Beiträge zur Zytologie der Gattung Anemone. — Bot. T. **42,** 2 (1932) 203.
Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2. Aufl. Wien 1951.
Brockmann-Jerosch, M.: Geschichte der schweizerischen Alpenflora. — In Schröter, C., Pflanzenleben der Alpen (Zürich 1908) 743.
— Die Anschauungen über Pflanzenausbreitung. — Vjschr. Naturf. Ges. Zürich, Sitzungsber. (1916) 37.
— Betrachtungen über Pflanzenausbreitung. — Verh. Naturf. Ges. Basel **35,** 1 (1923).
Clairville, M. de: Manuel d'herborisation en Suisse et en Valais. Winterthur 1811.
Clausen, J.: Stages in the evolution of plant species. Ithaca 1951.
Dobzhansky, Th.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung (übertragen nach der engl. Ausgabe 1937). Jena 1939.
— Genetics and the origin of species 3. Ed. New York 1951.
Ehrendorfer, Fr.: Zur Phylogenie der Gattung *Galium* I. — Österr. Bot. Z. **96,** 1 (1949).
— Moderne Floristik und ihre Beziehungen zur Systematik, Pflanzengeographie, Genetik und Zytologie. — Festschr. 25 Jahre Bot. Stat. Hallstatt, Nr. **103,** 13 (1949/50).
— Zur Phylogenie der Gattung *Galium* II. — Österr. Bot. Z. **98,** 4 (1951).
— Hybridogene Merkmalsintrogression zwischen *Galium rubrum* L. und *pumilum* Murr. s. str. l. c. **102,** 2—3 (1954/55).
Ensslin, W.: Blütenfarbstoffe der Gattung *Pulsatilla.* — Naturw. Rdsch. (im Druck, 1958).
Firbas, Fr.: Waldgeschichte Mitteleuropas. **1** u. **2.** Jena 1949.
Frankenberg, G. v.: Die „Elastizität der Arten". — Naturw. Rdsch. **11** (1952) 454.
Freyn, J.: Weitere Beiträge zur Flora von Steiermark. — Österr. Bot. Z. **50** (1900) 320.
Fritsch, K.: Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel IV. — Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien **49** (1899).
— Exkursionsbericht über Steiermark. — Österr. Bot. Z. **53** (1903) 261.
Fuss, M.: Flora Transsilvaniae. Hermannstadt 1866.
Gerlach, G.: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Laubblättern von *Pulsatilla*-Bastarden. Zul.-Arbeit Tübingen 1953.
Grecescu, D.: Conspectul Florei Romaniei. Bukarest 1898.
Guyot, H.: Sur l'origine du *Drias* (sic!) *octopetala* L. lusus *Christii* Guyot et du *Pulsatilla Halleri* Willd. — Verh. Naturf. Ges. Basel **35,** 1 (1923/24) 168.
Haller, A. v.: Brevis enumeratio stirpium Horti Gottingensis accedunt animadversiones aliquae et novarum descriptiones. Göttingen 1743.
— Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata **2.** Bern 1768.
Hayek, A. v.: Beiträge zur Flora von Steiermark. — Österr. Bot. Z. **52** (1902) 477.

Hayek, A. v.: Kritische Übersicht über die Anemone-Arten aus der Section Campanaria Endl. und Studien über deren phylogenetischen Zusammenhang. — Ascherson-Festschr. zur Feier d. 70. Geb.-Tages. Leipzig 1904, 451.
— Die xerothermen Pflanzenrelikte in den Ostalpen. — Verh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien **58** (1908).
— Flora von Steiermark. Spez. T. **1.** Berlin 1908—11.
— Atavistische Blattformen von *A. grandis.* — Verh. k.-k. Zool.-Bot. Ges. Wien **59** (1909).
— Prodomus Florae peninsulae Balcanicae. — Fedde Rep. Beih. **30,** 1 (1927).
Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mittel-Europa **3.** München 1912.
— Alpenflora. 10. Aufl. München 1951.
Hosemann, H.: Die Grundlagen der statistischen Methoden für Mediziner und Biologen. Stuttgart 1949.
Hummel, K.: Vegetations-Rhythmik einiger Arten und Rassen von *Anemone* subg. *Pulsatilla.* — Diss. Tübingen 1943.
— Über Temperaturen in Winterknospen bei Frostwitterung. — Meteorol. Rdsch. **1,** 5/6 (1947) 147.
Huth, E.: Über Schwierigkeiten und Ungenauigkeiten in der Nomenklatur der Gattung *Pulsatilla.* — Bot. Jb. System. **22** (1897) 582.
Jakucs, P.: Pflanzensystematische Angaben aus dem Tornauer Karst. — Ann. Hist. Natur. mus. nat. Hungarici **3** (1952).
Jalas, J.: Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. Helsinki 1950.
— Populationsstudien an *Sedum telephium* L. in Finnland. — Ann. Bot. Soc. „Vanamo", Helsinki 1954.
Jávorka, S.: Flora Hungarica. Budapest 1925.
Jean, L.: Fleures des Alpes. Gap 1947.
Jerosch, M. Ch.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.
Jovanović-Dunjić, R.: Weiden- und Wiesentypen der Suva-Planina. Beograd 1955.
Juzepczuk, S.: Flora USSR **7.** Moskau 1937, 285.
— De *Pulsatilla Halleri* Auctorum Florae Tauriae. — Botanisch. material. **12.** Moskau 1950, 95.
Kappert, H.: Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin/Hamburg 1948.
Kárpáty, Z: Vorschläge über Hybridnomenklatur. — Borbasia **1,** 8 (1939) 116.
— Die Zwischenformen und ihre Stellung im System. — Borbasia Nova **25** (1944) 11.
— Die Zwischenformen in systematischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht. — Ann. Biol. Univers. Debreceniensis (1950) 196.
— Die phytozönologischen Beziehungen der Zwischenformen. — Angew. Pflanzensoziologie **1,** Klagenfurt (1954) 317.
Kerner, A.: Die Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens II. — Österr. Bot. Z. **17** (1867) 175.
— Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. — Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **97,** 1 (1888) 7.
Koch, G. D. J.: Synopsis Florae germanicae et Helveticae Ed. 2, 1. Leipzig 1843.
Landolt, E.: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. — Diss. ETH Zürich 1954.
— Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **66** (1956) 90.
Lanjouw, J.: Internationaler Code der Botanischen Nomenklatur. Utrecht 1956.

Linné, C. 1797 bis 1810, siehe Willdenow, K. L.
Maly, J. K.: Flora von Steiermark. Wien 1868.
Mather, K.: Statistische Analysen in der Biologie. Wien 1946.
Merxmüller, H., & Poelt, J.: Beiträge zur Floiengeschichte der Alpen. — Ber. Bayer. Bot. Ges. **30** (1954) 91.
Meusel, H.: Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943.
Neilreich, A.: Flora von Wien. Wien 1846.
— Flora von Nieder-Österreich. Wien 1859 und 1866.
— Aufzählung der in Ungarn und Slavonien bisher beobachteten Gefäßpflanzen. Wien 1866.
— Die Vegetationsverhältnisse von Croatien.
Ostwald, W.: Die Farbenfibel. Leipzig 1917.
Pawlowska, St.: Sasanki. Chroṅniy przyrode ojczysta. Krakau 1951, 3.
Pax, F.: Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpaten **1.** Leipzig 1898.
Pohl, J. E.: Tentamen Florae Bohemiae, 2. Abt. Prag 1809.
Prantl, K.: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Bot. Jb. System. **9** (1888) 225.
Pritzel, G. A.: Anemonarum revisio. Linnaea **15** (1841) 561.
Reichenbach, L.: Icones Florae Germaniae et Helveticae **4.** Leipzig 1840.
Reichert, R.: Morphologische Änderungen in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. — Diss.-Auszug Tübingen 1954.
Rensch, B.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929.
— Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart 1947.
Reuss, G.: Kvetna slovenska. Schemnitz 1853.
Rikli, M.: Richtlinien der Pflanzengeographie. — Fortschr. naturw. Forsch. **3** (1911) 213.
Rosenthal, Ch.: Chromosomenstudien an *Pulsatilla*. — Jb. wiss. Bot. **83** (1936) 809.
Rothmaler, W.: Systematische Einheiten in der Botanik. — Feddes Rep. **54** (1944).
Rouy, G., & Foucaud, J.: Flore de France. Paris 1893—1913.
Sagorsky, E., & Schneider, G.: Flora der Centralkarpathen. Leipzig 1891.
Saint-Lager: Catalogue des Plantes Vasculaires de la Flore du Bassin du Rhône. Lyon-Genf-Bale 1883.
Scharfetter, R.: Das Pflanzenleben der Ostalpen. Wien 1938.
Schiemann, E.: Die Bedeutung der experimentellen Genetik für die botanische Systematik. — Naturwissensch. **20,** 9 (1932) 145.
Schinz, H., & Keller, R.: Flora der Schweiz. 1914 und 1923.
Schröter, C.: Flora der Eiszeit. — Neujahrsbl. Naturf. Ges. Basel **85** (1883).
— Genetische Pflanzengeographie. — Handwörterbuch Naturw. **4** (Jena 1913) 907.
Schur, J. F.: Enumeratio Plantarum transsilvaniae. Wien 1885.
Seyfried, L.: Die Bewegungsmechanismen der *Pulsatilla*-Granne. — Z. Bot. **42** (1954) 437.
Simonkai, L.: Enumeratio Florae Transsilvanicae. Budapest 1886.
— Magyar Botanikai lapok **5** (1906) 169.
Stebbins, G. L.: Variation and Evolution in Plants. New York 1950.
Stebbins, G. L., & Ferlan, L.: Population, Hybridization, and Introgression in some species of *Ophrys*. — Evolution **10,** 1 (1956) 32.
Stojanoff, N. A., & Stefanoff, B.: Flora von Bulgarien. Sofia 1933.
— Flora von Bulgarien, 2. Aufl. Sofia 1948.
Stuerner, E.: Blattfolge und Blattstellung bei *Pulsatilla vulgaris* Mill. — Diss.-Auszug Tübingen 1955.
Szafera, W.: Flora polska. Krakau 1927.

Szonthagh, N.: De Enumeratio phanerogamicarum et cryptogamicarum vascularium (comitatus Arvensis in Hungaria). — Verh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien **13** (1863) 1082.

Tischler, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. — Bot. Jb. System. **67** (1936).

— Allgemeine Pflanzenkaryologie. Erg.-Bd. **2.** Berlin 1956.

Turesson, G.: Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. — Fedde Rep. Beih. **41** (1926) 15.

Ulbrich, E.: Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. — Bot. Jb. System. **37** (1906) 172.

Velenovsky, J.: Flora Bulgarica. Prag 1891.

Voelter-Hedke, L.: Das Problem der Artgrenzen bei *Pulsatilla vulgaris.* — Diss. Tübingen 1954.

Wagner, J.: 50jährige Beobachtungen an ungarischen Pulsatillen. — Acta Botan. **1,** 1—6 (1942).

Wahlenberg, G.: Flora carpatorum principalium. — Göttingen 1814.

Weber, E.: Einführung in die Variations- und Erblichkeitsstatistik. München 1935.

— Grundriß der biologischen Statistik. Jena 1948.

Wettstein, Fr. v: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem II. — Ber. Bot. Ges. **58** (1940) 347.

— Warum hat der diploide Zustand bei den Organismen den größeren Selektionswert? — Naturw. **31,** 49/50 (1943) 574.

Widder, F.: Zur Kenntnis der *Anemone styriaca* und ihres Bastardes mit *Anemone nigricans.* — Fedde Rep. **35** (1934) 49.

Willdenow, K. L.: Species plantarum Carol. Linnaei ed. IV. Berlin 1797—1810.

— Enumeratio Plantarum Horti Regii Berolinensis. Berlin 1809.

Winkler, H.: Ziel und Methode der biologischen Systematik. — Fedde Rep. Beih. **111** (1939).

Zāmels, A.: Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises *Pulsatilla patens* (L.) Mill. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis **1** (1926) 81.

Zāmels, A., & Paegle, B.: Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. — L. c. **2** (1927) 133.

— Bedeutung der Genetik in der Systematik und Geographie der Pflanzen. — Genetica **13** (1931) 150.

Zimmermann, W.: Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* I—III. — Flora NF **29,** 2 (1934/35).

— *Pulsatilla.* — Hippokrates **9** (1937).

— Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV. — Flora NF **33** (1939).

— Unsere Küchenschelle. — Veröff. Landesstelle f. Nat.-Schutz u. Landschaftspfl. Tübingen 1952.

Zimmermann, W., Woernle, W., & Warth, L.: Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* V. — Z. Bot. **41** (1953) 227.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 8. Januar 1958.

Anschrift der Verfasserin:
Karin Krause, Inst. f. Angew. Botanik d. Universität Tübingen, Wilhelmstr. 5

Abb. 69. *Puls. Halleri* var. *Wahlenbergii* (Szont.) Aich. Oben: Berg Baba bei Lučivná unweit Poprad Zips; 780 m. 780 m. 15. IV. 1957. leg. Krause-Futák. — Unten: Felsen bei Králova Lehota im Váh-Tal; 800 m. 17. IV. 1957, leg. Krause-Futák.

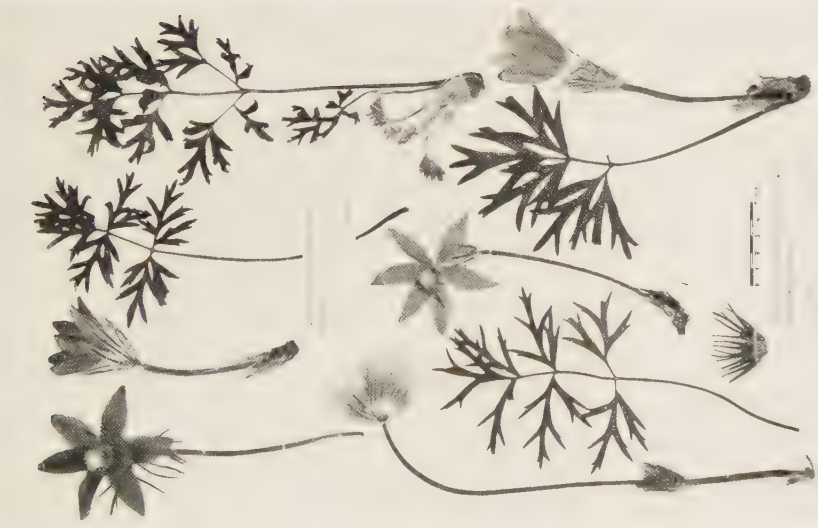

Abb. 68. *Puls. Halleri* subsp. *slavica* (Reuss) Zamels var. *slavica*. Oben: Mauin-Schlucht im Váh-Tal/Slowakei; 350 m. 9. IV. 1957, leg. Krause-Futák. — Unten: Felsen bei Lubietová im Hron-Tal/Slowakei; 450 m. 10. IV. 1957, leg. Krause-Futák.

Abb. 70. *Puls. Halleri* subsp. *macedonica* K. Krause. Hab. Mons Patnobrodo, ca. 30 km südlich Skopje; 1000 m. 20. IV. 1957, leg. W. Zimmermann.

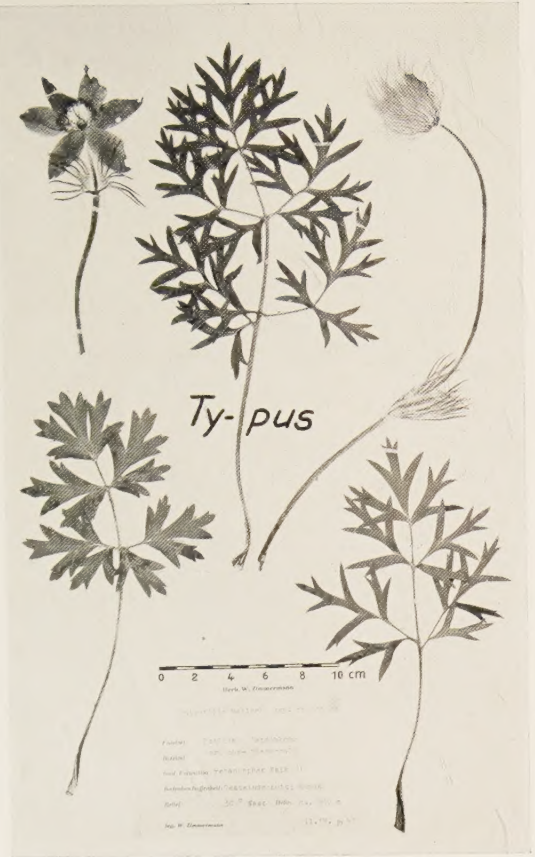

Abb. 71. *Puls. Halleri* subsp. *rhodopaea* (Stoj. et Stef.) K. Krause. Hab. östl. Bačkowo/ Bulgarien; ca. 900 m. 11. IV. 1957, leg. W. Zimmermann.

Abb. 72. *Puls. Halleri* subsp. *taurica* (Juz.) K. Krause. Hab. Jaila-Gebirge/Krim.

Abb. 73. *P. montana* × *vernalis* (= *Puls. polyscapa* Beauv.). Vom Versuchsfeld Tübingen, 1956.

Lebenslauf

Als Tochter des Architekten Gerhard Krause und seiner Ehefrau Hanna, geb. Dinglinger, wurde ich am 8. September 1927 in Bad Salzbrunn/Schles. geboren. Von 1933 an besuchte ich dort die Grundschule und anschließend in Waldenburg die Königin-Luisen-Schule, die mir 1945 die Reife zuerkannte.

Nach Internierung und Flucht praktizierte ich zwei Jahre in einer Apotheke und legte 1948 in Stuttgart das Pharmazeutische Vorexamen ab. Danach sowie 1953/54 war ich insgesamt drei Jahre lang als Apothekerassistentin tätig.

1951/52 studierte ich drei Semester Pharmazie und Chemie an der Technischen Hochschule zu Karlsruhe; im Winterhalbjahr 1952/53 setzte ich meine Studien in Tübingen mit den Fächern Botanik, Zoologie, Geologie und Chemie fort. Die Dissertation entstand in den Jahren 1956 bis 1958.